

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
ДОННЫХ ОРГАНИЗМОВ
БЕЛОГО МОРЯ**



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
СЕКЦИЯ ПО БЕЛОМУ МОРЮ ИХТИОЛОГИЧЕСКОЙ КОМИССИИ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
ДОННЫХ ОРГАНИЗМОВ
БЕЛОГО МОРЯ

Сборник научных трудов
(Проект «Белое море»)

ЛЕНИНГРАД
1986

USSR ACADEMY OF SCIENCES
ZOOLOGICAL INSTITUTE
WHITE SEA SECTION OF THE ICHTHIOLOGICAL COMMISSION

**Ecological investigations of the benthic organisms
of the White Sea**

Главный редактор
директор Зоологического института АН СССР
чл.-корр. АН СССР О. А. СКАРЛАТО

Редакционная коллегия:

А. П. Алексеев, В. Я. Бергер, Д. К. Дирин, В. Г. Кулачкова, В. М. Зеленков,
М. Я. Яковенко

Редакторы выпуска:

В. В. Федяков, В. В. Луканин

Рецензенты

А. Н. Голиков, Т. А. Гинецинская

Сборник содержит материал оригинальных работ по изучению экологии и особенностей распределения беломорских донных организмов. Основное внимание уделено вопросам аутоэкологии таких массовых форм беломорского бентоса, как *Obelia longissima*, *Littorina saxatilis*, *Asterias rubens* и *Mytilus edulis*; динамики размерной структуры естественных поселений мидий; особенностям распределения обрастателей, сопутствующих марикультуре моллюсков, и синэкологическим исследованиям малоизученных районов Белого моря.

Сборник рассчитан на зоологов, гидробиологов, специалистов рыбного хозяйства и студентов соответствующих специальностей.

Э 200150100—13
055(02)3—86 Без объявления

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ БЕНТОСА БЕЛОГО МОРЯ В ЗООЛОГИЧЕСКОМ ИНСТИТУТЕ АН СССР ВМЕСТО ПРЕДИСЛОВИЯ

О. А. Скарлато, В. В. Луканин, А. Д. Наумов, В. В. Федяков

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

С момента своего возникновения Зоологический музей при Императорской Академии наук (впоследствии — Зоологический институт АН СССР) уделял большое внимание изучению морской фауны, не случайно поэтому уже в 1837 г. академик К.-Э. М. фон Бэр по пути на Новую Землю посвятил часть времени исследованию животного мира Белого и Баренцева морей. Собранный им небольшая коллекция в течение многих лет была основным источником информации о фауне Белого моря. К сожалению, сложность проведения экспедиционных работ в труднодоступных приполярных областях России более чем на полвека приостановила исследования Зоологического Музея в этом регионе.

Созданная в 1882 г. на Соловецких островах Биологическая станция Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей привлекла к работе на море студенческую молодежь, из среды которой вышли впоследствии видные ученые. Многие из них связали свою судьбу с Зоологическим Музеем. В 1896 г. Музей начал издавать «Ежегодник Зоологического музея Императорской Академии наук», переименованный в 1932 г. в «Труды Зоологического института». На его страницах увидели свет работы А. К. Линко, В. В. Редикорцева, будущих академиков А. А. Бялыницкого-Бирули, Н. М. Книповича и др., выполненные на материалах наблюдений на Белом море.

В этот период Н. М. Книповичем было положено начало серьезных синэкологических и эколого-фаунистических исследований на Белом море. Он одним из первых стал изучать бентические организмы одновременно с факторами среды их обитания. Выдвинутая Н. М. Книповичем концепция двуслойной структуры вод Белого моря, обеспечивающей двойственный характер донного населения, не потеряла своей актуальности и ныне.

В 20-е — 30-е годы текущего столетия из числа сотрудников Зоологического музея-института значительный вклад в изучение бентоса Белого моря внесла блестящая плеяда учеников проф. К. М. Дерюгина во главе с Е. Ф. Гурьяновой и П. В. Ушаковым. В этот период наши знания о фауне Белого моря пополнились сведениями о зональности бентоса и его распределении на литорали.

Сразу после окончания Великой Отечественной войны Зоологический институт возобновил спорадические исследования в некоторых труднодоступных и слабо изученных районах моря. В 1965—1967 гг. лабораторией морских исследований Зоологического института была организована комплексная гидробиологическая экспедиция под руководством А. Н. Голикова, во время которой впервые на Белом море был применен легководолазный метод изучения бентоса.

Включение в 1968 г. в состав Зоологического института Беломорской биологической станции Карельского филиала АН СССР явилось началом нового этапа исследований беломорской фауны. В конце 60-х — начале 70-х гг. в трудах заведующего биостанцией В. В. Хлебовича и его учеников В. Я. Бергера, Г. А. Виноградова и др. были вскрыты механизмы адаптации морских организмов к резким колебаниям факторов среды, характерным для Белого моря. В середине 70-х годов на станции начались исследования теоретических основ ведения марикультуры мидий под руководством Э. Е. Кулаковского. Была разработана технология, по которой в настоящее время эти моллюски выращиваются в полупромышленном масштабе. Создание марикультуры мидий потребовало изучения ее естественных запасов. Эти исследования возглавил В. В. Луканин. В конце 70-х — начале 80-х годов группой сотрудников Беломорской биостанции и лаборатории морских исследований в составе В. В. Луканина, А. Д. Наумова и В. В. Федякова были получены обширные материалы по распределению бентоса в Онежском, Двинском и Мезенском заливах, а также в Горле и отдельных участках Кандалакшского залива. Часть из них публикуется в настоящем сборнике.

Обширность задач, решаемых Зоологическим институтом и другими учреждениями в этом регионе Мирового океана, потребовала организации координационного центра. В 1979 г. была создана Секция по Белому морю Ихтиологической комиссии МРХ СССР, разработавшая межведомственную комплексную программу исследований, утвержденную ГКНТ СССР под названием «Проект „Белое море“» (руководитель — директор Зоологического института член-корр. АН СССР О. А. Скарлато). В рамках этого проекта Зоологическим институтом, Секцией по Белому морю и СевПИНРО было проведено два координационных совещания, материалы которых опубликованы в 1982 и 1985 гг. Координационная и направляющая деятельность Секции дала новый импульс работам на Белом море и не замедлила сказаться на печатной продукции института. Только за последние два года им выпущено в свет пять сборников статей и одна монография, непосредственно посвященных исследованию донного населения.

Предлагаемый читателю новый сборник, подготовленный Беломорской биологической станцией Зоологического института АН СССР, составлен из работ, выполненных по проекту «Белое море». Публикуемые здесь оригинальные статьи затрагивают разнообразные вопросы ауто-, дем- и синэкологии беломорских бентических беспозвоночных.

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ *LITTORINA SAXATILIS* (OLIVI) ИЗ ЭСТУАРИЕВ БЕЛОГО МОРЯ

В. Я. Бергер

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

В местах обитания с пониженной соленостью морские животные испытывают, как правило, значительное угнетение. Обычно это выражается в снижении темпов роста, скорости питания, интенсивности метаболизма и т. д. Уменьшение размеров тела различных морских организмов (главным образом моллюсков) было показано еще А. Ремане (Remane, 1934) путем сравнения форм из более опресненных (восточных) и осолоненных (западных) участков Балтийского моря. Так, по его данным мидия *Mytilus edulis*, имеющая у берегов Англии длину раковины до 150 мм, в районе Кильского канала достигает в длину не более 110 мм, у берегов Финляндии — 40 мм, а в кутовых частях Финского и Ботнического заливов — лишь 20—25 мм. Аналогичные изменения размеров тела описаны для *Cardium edule*, *Mya arenaria*, *Mya truncata*, *Macoma balthica* и др. (Remane, 1934).

Наряду с уменьшением размеров при продвижении в более опресненные участки моря часто происходит и потеря репродуктивных свойств. В ряде случаев при низкой солености взрослые формы хотя и могут существовать, но не размножаются или размножаются крайне редко. Так, например, у сцифомедузы *Aurelia aurita* при солености менее 6‰ образуются нормальные половые клетки, но метаморфоза планул в сцифистом не происходит (Segerstråle, 1951). Аналогично этому морские звезды *Asterias rubens*, проникают в Балтийском море до районов с соленостью воды порядка 8‰ только за счет дрейфа личинок, но размножаться в этих условиях не могут (Binyon, 1961).

Исходя из этих фактов, ставших уже классическими и положенных в основу «правила уменьшения размеров при уменьшении солености» (Зенкевич, 1963, с. 246), можно было ожидать, что эстуарные беломорские моллюски также будут иметь меньшие размеры по сравнению с особями тех же видов, собранных на открытых участках морского побережья. Однако фактические данные показали обратное. Было обнаружено, что экземпляры одного из наиболее эврига-

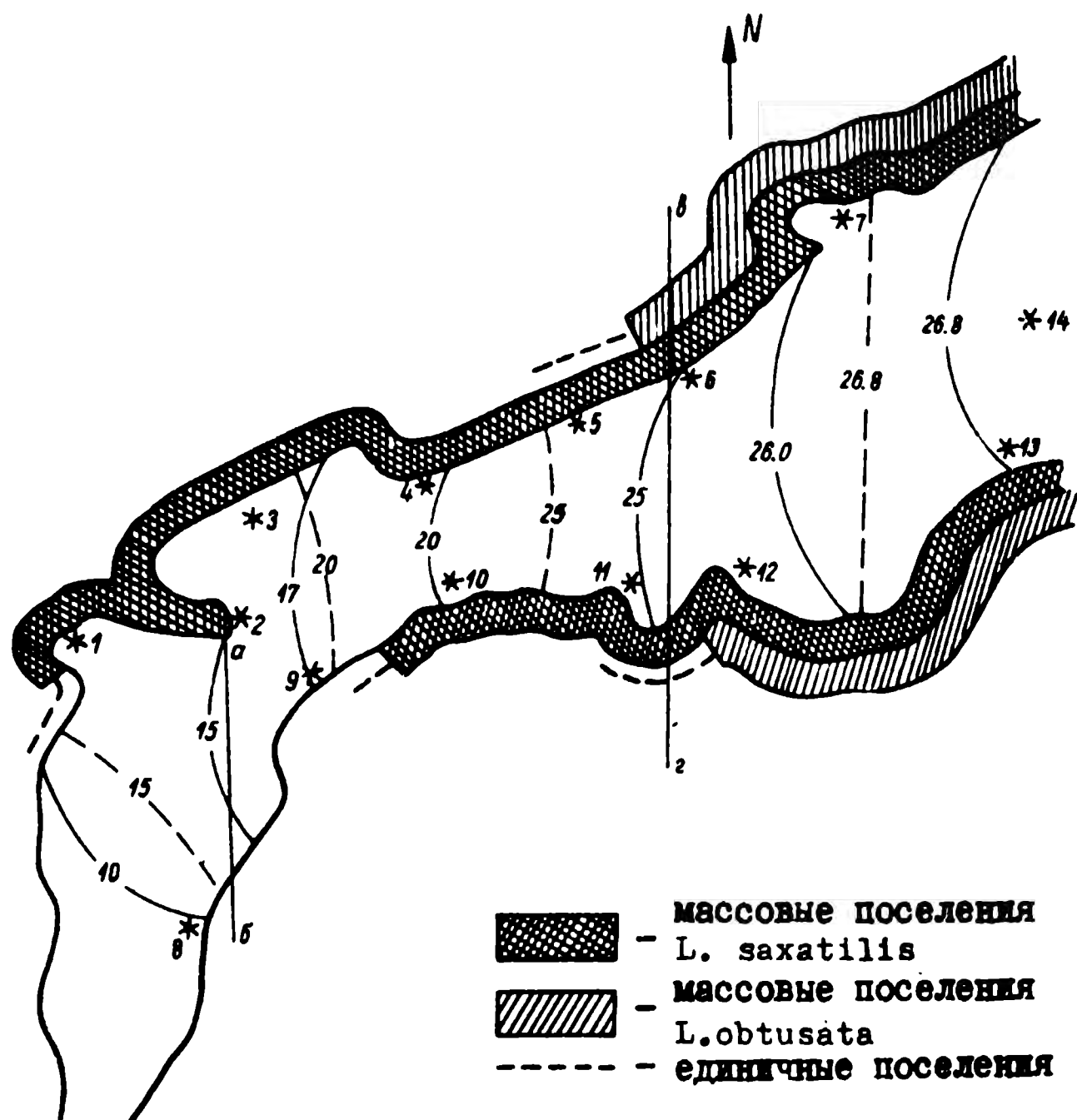


Рис. 1. Распространение некоторых литоральных моллюсков и соленость поверхностных (0—10 см) слоев воды в эстуарий р. Гридина осенью 1975 г

Пунктир — соленость при приливе, сплошные линии — при отливе; а—б, направление разрезов (см. текст); звездочка — номер станции

линных видов *Littorina saxatilis* имели в эстуариях гораздо большие размеры раковины, чем моллюски того же возраста с морского побережья губы Чупа (Бергер, Ковалева, 1976). Для объяснения этого феномена было необходимо провести изучение особенностей экологии эстуарных литторин. Эта работа выполнена в 1975—1985 гг. на материале, собранном в эстуариях рек Гридина, Колвица, Пила и на открытых участках побережья (мыс Картеш в Чупинской губе) Кандалакшского залива. Большую помощь в сборе и обработке материала оказали Н. М. Ковалева, В. И. Катаев, Е. И. Лихарева, В. Ю. Цыцарев и команды научно-исследовательских судов «Ладога», «Онега» и «Картеш», которым автор выражает свою благодарность.

Эстуарий р. Гридина — мелководный залив, имеющий в длину около 3 км. Максимальные глубины на входе эстуария достигают 10—12 м, а минимальные (в кутовой части) составляют всего 50—80 см (от теоретического 0 глубин). Меньшая (кутовая) часть залива (примерно 1/3 его общей длины) вытянута с юга на север, а морская часть эстуария — в северо-восточном направлении. Соленость поверхностных слоев воды повышается по мере продвижения к выходу из эстуария (рис. 1). В кутовой части она достигает при

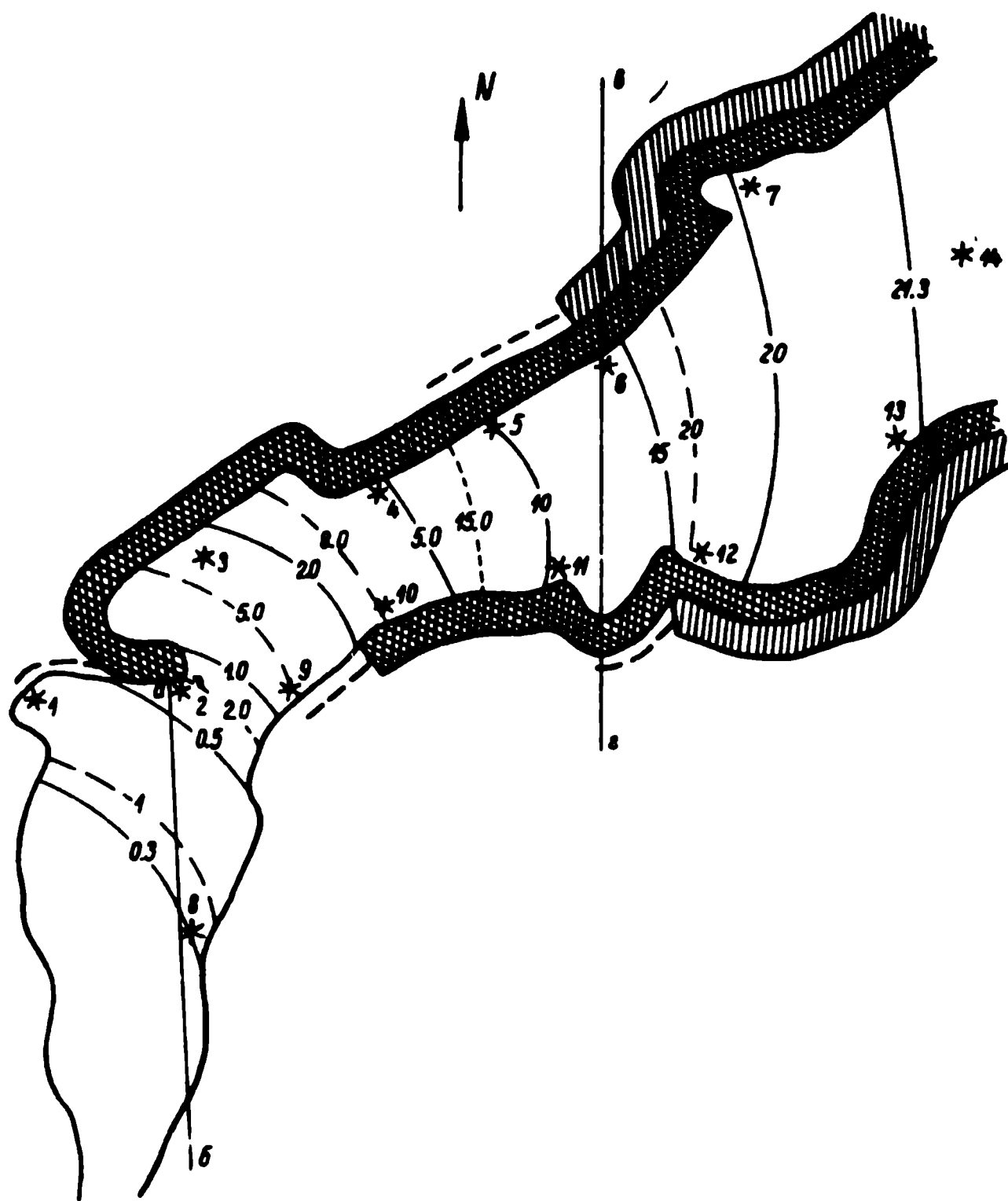


Рис. 2. Распространение литоральных моллюсков и соленость поверхностных слоев в эстуарии р. Гридина весной 1976 г.

Обозначения — же, что на рис. 1

отливе 8—10‰ и даже более низких величин, а на выходе повышается до обычного уровня (25—27‰). В прилив опреснение поверхностных слоев воды захватывает менее значительную часть эстуария (рис. 1).

Весной, как следует из приведенных данных (рис. 2), соленость воды в кустовой части достигала в отлив величины всего 0.3—0.5‰ и только на выходе повышалась до 20—21.3‰. В прилив столь сильное опреснение захватывало меньший по протяженности участок эстуария, однако в кустовой части соленость была понижена до 1—2‰. Таким образом, кроме приливо-отливных колебаний солености поверхностных слоев воды в эстуарии р. Гридина обнаруживаются и значительные сезонные изменения этого фактора.

Малакофауна заметно обедняется по мере продвижения в кут эстуария. Так, на входе было обнаружено 11 видов моллюсков, тогда как в кустовой части эстуария обитает всего 5 видов, из которых массовым является только *L. saxatilis*. Исходя из этих данных, можно заключить, что наиболее глубоко в эстуарий проникают литоральные эвригалинные виды, способные выдерживать значительные колебания солености.

**Плотность поселения литторин в нижнем горизонте
литорали эстуария р. Гридина осенью**

Номер станции	Соленость поверхностных вод (0 — 0,5 м) в ‰ в.	Плотность поселения моллюсков, экз./м ²	
		<i>L. saxatilis</i>	<i>L. obtusata</i>
1	12,6	570	0
3	15,2	710	0
5	21,7	700	90
7	26,3	920	2160
13	26,7	870	3210

Уменьшение видового разнообразия по мере продвижения вглубь эстуария характерно не только для малакофауны, но обнаруживается при анализе макробентоса в целом. Так, на станциях 13, 14 обнаружены массовые водоросли *Fucus vesiculosus*, *F. serratus*, *Laminaria saccharina*, *Ascophyllum nodosum*, *Cladophora* sp., ракообразные *Balanus balanoides*, *Eualus gaimardi*, *Gammarus* sp., полихеты *Arenicola marina*, *Nereis pelagica*, *Eulalia viridis*, *Lepidonotus squamatus*, иглокожие *Asterias rubens*, *Henricia sanguinolenta*, *Ophiopholis aculeata*, гидроиды (видовой состав не определялся), асцидии *Styella rustica*, *Molgulla* sp. В куту эстуария (станция 1, 8), кроме моллюсков (*L. saxatilis*, *Mytilus edulis* и редких *L. littorea*, *Mya arenaria*), обнаружены *Zostera marina*, *Gammarus* sp. и редкие *Balanus balanoides*.

Общее обеднение видового состава — явление, характерное для различных эстуариев (Гурьянова и др., 1926; Remane, Schlieper, 1958; Kinne, 1967; Perkins, 1974; и др.). Выпадение менее эвригалинных видов приводит к тому, что биоценозы кутовых участков приобретают резко выраженный олигомикстный характер, подобно тому, как это наблюдалось в эстуарии р. Гридина. При этом немногие виды, входящие в состав этих биоценозов, сохраняют высокую численность. Так, например, по нашим наблюдениям, численность *L. saxatilis* в нижнем горизонте литорали (станция 2, рис. 1) составляла 680 экз./м², что вполне сопоставимо с аналогичными данными, полученными для открытых участков Кандалакшского залива (Матвеева, 1974). У менее эвригалинной (Бергер, 1976) *L. obtusata* численность снижается значительно быстрее по мере продвижения к кутовой части эстуария, чем у близкородственного вида *L. saxatilis* (табл. 1).

Следует, однако, отметить, что распределение моллюсков определяется не только реакцией на изменение солености и соответствующими гидрологическими условиями в том или ином участке эстуария, но и рядом других причин. Наблюдения показали, что *L. obtusata* встречается преимущественно в зарослях фукоидов. Фукоиды (главным образом *F. vesiculosus*) были обнаружены по мере продвижения вглубь эстуария лишь до станций № 5, 6. При этом на станции 6 заросли фукоидов в нижнем горизонте литорали были сплошными, а на станции 5 найдены лишь отдельные экземпляры этих водоро-

слей. Ближе к куту эстуария (станции 1, 3, 4, 8, 9, 10) фукусы отсутствовали. Сопоставляя эти наблюдения с данными, представленными в табл. 1, можно заключить, что предел проникновения *L. obtusata* в кутовые, более опресненные участки эстуария совпадают с границей распространения фукоидов, которые являются основным субстратом для этого вида (Кузнецов, 1960; Соколова, 1963). Для *L. saxatilis*, распределение которой меньше зависит от характера субстрата (Матвеева, 1974), подобной связи не обнаруживается.

Проникновение моллюсков вглубь эстуария меняется в различные сезоны года, что связано, по-видимому, с большим (весной) или меньшим (летом—зимой) снижением солености. *L. saxatilis* не проникают весной в кутовую часть дальше станции 1 (рис. 1, где численность моллюсков составляла всего 30 экз./м²). Осенью же они обнаруживались ближе к куту эстуария, а их численность на станции 1 достигала 570 экз./м². Применительно к *L. obtusata* подобных сезонных изменений распространения моллюсков не было выявлено. И осенью, и в весенний период они проникали вглубь эстуария на одинаковое расстояние (рис. 1, 2), однако их численность на границе распространения (станция 5) снижалась весной до 10 экз./м², тогда как осенью она составляла 90 экз./м² (табл. 1).

Особенности гидрологического режима в эстуарии накладывают отпечаток и на характер вертикального распределения моллюсков. Исследование последнего было проведено на двух вертикальных разрезах (рис. 1, 2) в местах, соответствующих пределу массового проникновения в эстуарий *L. saxatilis* (разрез а—б) и *L. obtusata* (разрез в—г). Полученные данные представлены в табл. 2, 3. Согласно этим результатам в мористой части эстуария (разрез в—г) наблюдается обычное для открытых участков моря вертикальное распределение моллюсков: *L. saxatilis* преобладает в верхнем и среднем горизонте литорали (от 0.5 до 2 м над 0 глубин), а *L. obtusata* наиболее многочислена в нижнем горизонте литорали и верхней сублиторали (от +0.5 до —0.5 м по отношению к 0 глубины). При этом сезонные изменения их вертикального положения не очень значительны, хотя и обнаруживается некоторое смещение обоих видов весной в более низкие участки осушной зоны (табл. 2).

Иное распределение моллюсков (*L. saxatilis*) было обнаружено в кутовой части эстуария (разрез а—б). Согласно полученным данным (табл. 3), моллюски этого вида обитали преимущественно в нижней литорали и верхней сублиторали. В весенний период они опускались еще ниже и достигали наибольшей численности в верхней сублиторали (от 0 до —0.4 м по отношению к 0 глубин). *L. obtusata* в этих местах полностью отсутствовала.

Таким образом, по мере продвижения в сильно опресненные кутовые части эстуария наблюдалось опускание моллюсков в более глубокие горизонты, особенно ярко выраженное в весенний период.

Для выяснения экологической значимости этих особенностей вертикального распределения исследованных моллюсков был проведен анализ солености воды на различных глубинах (табл. 4).

Вертикальное распределение плотности поселения литторин в эстуарии р. Гридина (разрез в — г)

Положение относительно 0 глубин, м	Плотность поселения моллюсков, экз./м ²			
	<i>L. saxatilis</i>		<i>L. obtusata</i>	
	осень	весна	осень	весна
+2.0	420	310	0	0
+1.5	610	580	20	0
+1.0	780	760	320	60
+0.5	740	920	2040	1870
0	370	400	2160	2320
−0.5	70	—	2310	2460
−1.0	—	0	110	180
−1.5	0	0	—	—

Примечание «—» — нет наблюдений.

Т а б л и ц а 3

Плотность поселения *Littorina saxatilis* в эстуарии р. Гридина (разрез а — б)

Положение относительно 0 глубин, м	Плотность поселения моллюсков, экз.	
	осень	весна
+2.0	70	0
+1.5	105	10
+1.0	90	40
+0.5	710	520
0	680	630
−0.2	690	700
−0.4	220	590
−0.7	10	—

Примечание «—» — нет наблюдений.

Т а б л и ц а 4

Вертикальное распределение солёности воды в эстуарии р. Гридина

Положение относительно 0 глубин, м	Солёность, ‰							
	разрез а — б				разрез в — г			
	осень		весна		осень		весна	
	м.в.	п.в.	м.в.	п.в.	м.в.	п.в.	м.в.	п.в.
+1.5	—	18,9	—	1,4	—	25,4	—	19,2
+1.0	—	19,9	—	1,9	—	26,4	—	20,3
+0.5	14,7	25,4	0,4	16,6	—	26,6	12,8	23,8
0	26,7	26,1	0,7	23,6	23,6	26,8	13,9	24,8
−0.5	26,8	26,8	1,0	26,4	26,2	26,8	22,9	25,3
−0.8	26,8	26,9	1,4	24,7	26,9	26,9	23,7	25,6

Примечание п.в.— полная вода; м.в.— малая вода.

Полученные данные свидетельствуют о вертикальной стратификации вод эстуария по солености. Осенью, когда снижение солености менее значительно, поверхностные слои воды даже в районе кутового разреза имеют соленость в отлив не менее 14—15‰, при этом опреснение захватывает только верхние горизонты. Уже на глубине 0.5 м соленость увеличивается до 25—27‰ и мало изменяется до максимальных глубин. Весной вертикальная стратификация вод по солености сохраняется, однако в это время кутовые участки (а—б) эстуария опресняются в отлив настолько сильно, что даже в придонных слоях воды соленость составляет всего 1.4‰. Только при полной воде нижние горизонты литорали и верхняя сублитораль омываются водой, соленость которой колеблется от 16.6 до 24.7‰. В открытой части эстуария опреснение весной захватывает лишь поверхностные слои воды. Сопоставляя эти данные с результатами исследования вертикального распределения моллюсков, можно сделать вывод о том, что опускание моллюсков в нижние горизонты литорали и верхнюю сублитораль позволяет им избегать чрезмерно опресненных поверхностных слоев воды.

Аналогичные, но менее полные наблюдения были выполнены в эстуариях рек Пила и Колвица (Кандалакшский залив), которые представляют собой длинные (порядка 10—15 км) узкие заливы, вытянутые с севера на юг (эстуарий р. Пилы) и с северо-востока на юго-запад (эстуарий р. Колвицы). Оба эстуария имеют гораздо большие глубины (до 50—60 м) на входе, чем эстуарий р. Гридина. Лишь в кутовых частях имеется большое количество песчаных и заиленных отмелей, образованных речными наносами. Глубина в этих участках не превышает 2—4 м.

Фаунистическими наблюдениями было установлено уменьшение количества видов по мере продвижения к куту эстуариев. Дальше всех, как и в предыдущем случае, проникали только *L. saxatilis*, численность которых в кутах обоих эстуариев в нижнем горизонте литорали была достаточно высокой: 710 (эстуарий р. Пила) и 820 (эстуарий р. Колвица) экз./м². Здесь же были обнаружены единичные особи *L. littorea* и *Mytilus edulis*, обитавшие в нижнем горизонте литорали и в верхней сублиторали. Кроме отмеченных моллюсков, в состав олигомикстных биоценозов входили *Gammarus sp.*, *Balanus balanoides* и реже (в небольшом количестве) *Hydrobia ulvae* (в заиленных участках), *Fucus vesiculosus* (отдельные экземпляры) и *Zostera marina* (в заиленных участках).

Как и в эстуарии р. Гридина соленость воды здесь постепенно понижается по мере продвижения к кутовым частям, где она достигает весной величин порядка 2—6‰, однако столь значительное опреснение захватывает только поверхностные слои воды (около 0.5—1.0 м). Как и в предыдущем случае, воды этих эстуариев стратифицированы по солености (табл. 5), которая в местах сбора материала достигает на большей глубине достаточно высоких величин (12—16‰ и выше).

Вертикальное распределение солености воды в эстуариях рек Колвица и Пила

Положение относительно 0 глубин, м	Соленость, ‰					
	эстуарий р. Колвица		эстуарий р. Пила			
	весна		весна		осень	
	м.в.	п.в.	м.в.	п.в.	м.в.	п.в.
+2.0	—	1,8	—	6,5	—	24,2
+1.5	—	2,4	—	7,8	—	24,8
+1.0	—	3,3	—	12,4	—	24,8
+0.5	0,2	16,4	1,3	14,0	24,3	24,8
0	6,3	20,3	2,8	15,1	24,6	24,6
−0.5	14,0	21,8	4,6	17,0	25,2	25,0
−1.0	17,2	21,9	14,6	17,4	25,4	25,2
−1.5	21,3	22,1	15,8	17,9	25,4	25,2
−2.0	—	—	18,3	21,6	25,4	25,3
−2.5	—	—	18,6	22,1	25,5	25,4

П р и м е ч а н и е п.в.-- полная вода; малая вода.

Т а б л и ц а 6

Вертикальное распределение плотности поселения *Littorina saxatilis* весной в эстуариях рек Пила и Колвица

Положение относительно 0 глубин, м	Плотность поселения моллюсков, экз./м ²	
	эстуарий р. Пила	эстуарий р. Колвица
+2.0	10	10
+1.5	40	10
+1.0	340	280
+0.5	710	820
0	730	800
−0.5	440	610
−1.0	50	90
−1.5	0	10
−2.0	0	0

Анализ вертикального распределения моллюсков показал, что *L. saxatilis* достигали максимальной численности в нижнем горизонте литорали и в верхней сублиторали, куда они опускались до глубины порядка 1.0 м (табл. 6). Выше на литорали и в более глубоких слоях воды в сублиторали встречались лишь единичные животные.

Таким образом, можно сделать общий вывод, что в кутовых участках всех трех исследованных эстуариев, характеризующихся значительным опреснением поверхностных слоев воды (наиболее выраженным в весенний период) и вертикальной стратификацией вод по солености, наблюдается смещение *L. saxatilis* в более низкие горизонты литорали и в верхнюю сублитораль. Подобное смещение можно, по-видимому, рассматривать как этологическую адаптацию эрантных моллюсков к существованию в условиях вертикальной

стратификации вод, позволяющую им находиться при достаточно высокой солености.

Отмеченное для *L. saxatilis* опускание в более глубокие слои воды в эстуариях характерно и для мидий Белого моря. Наиболее продуктивные массовые поселения этого моллюска, отличающиеся высокими численностью и биомассой, приурочены в Белом море к эстуариям рек, где они располагаются на значительных глубинах от 1 до 15 м (Луканин, Ошурков, 1981; Ошурков, Луканин, 1982; Луканин и др., 1983). В сильно опресненной Чешской губе спускаются в сублитораль такие виды, как *Mytilus edulis* и *Balanus balanoides* (Гурьянова и др., 1930). Еще раньше подобное явление было отмечено К. М. Дерюгиным для сильно опресненных районов Кольского залива, близких к устью рек Кола и Тулома (Дерюгин, 1915).

Столь значительное изменение вертикального распространения вызывает существенные изменения экологии моллюсков. Прежде всего, они гораздо дольше находятся в воде, не подвергаясь обсыханию, инсоляции и ряду других внешних воздействий. Наблюдения, произведенные в течение суток (т. е. за два полных приливно-отливных цикла) показали, что эстуарные литторины находились в воде от 14 до 24 ч (в зависимости от их вертикального положения), тогда как моллюски на побережье губы Чупа покрывались водой не более, чем на 5—8 ч.

Увеличение срока пребывания в воде и, соответственно, периода питания должно сказываться, в частности, на темпах роста моллюсков, а, возможно, и ряде других физиологических характеристик. Кроме того, оно должно влиять и на характер биотических отношений, таких, например, как взаимоотношения с хищниками и паразитами.

Сравнение показывает, что эстуарные моллюски обладают гораздо более высоким темпом роста, чем особи из устьевой части губы Чупа. Максимальные размеры раковины у чупинских литторин не превышают 10.0 (высота) и 9.1 мм (диаметр последнего завитка), а вес — 260 мг. Эстуарные особи достигают соответственно 16—17 и 13—14 мм при наибольшем весе 550—600 мг. Одновозрастные моллюски из всех трех эстуариев отличаются (рис. 3) гораздо большими размерами раковины, чем особи с открытого побережья.

На первый взгляд может показаться, что эти данные противоречат многочисленным наблюдениям (Бирштейн, 1936; Remane, Schlieper, 1958; Kinne, 1971; Карпевич, 1975; Мина, Клевезаль, 1976; и др.) о том, что рост морских беспозвоночных, в том числе и моллюсков, угнетается в водоемах с пониженной соленостью. Однако в данном случае следует, по-видимому, учитывать (как отмечалось выше) разницу в продолжительности питания между обитающими в нижних горизонтах литорали и в верхней сублиторали эстуарными моллюсками, дольше пребывающими в погруженном в воду состоянии, и моллюсками открытого побережья, обитающими преимущественно в среднем и верхнем горизонтах литорали и проводящими в воде, а, следовательно, и питающимися гораздо мень-

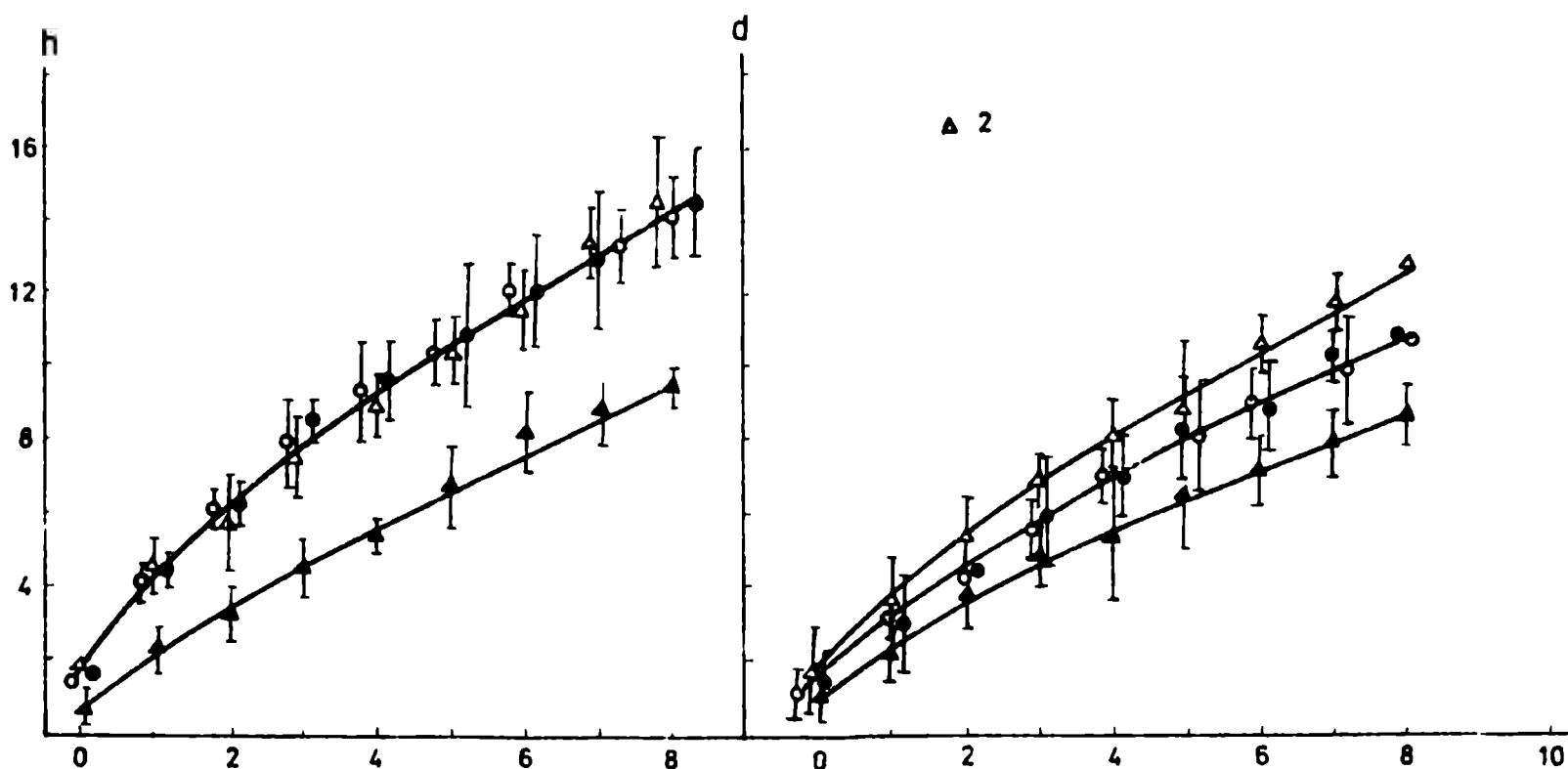


Рис. 3. Возрастные изменения высоты (h) и диаметра (d) раковины *L. saxatilis* из губы Чупа (1) и эстуариев Колвицы (2), Гридины (3) и Пилы (4).
По оси абсцисс — возраст, годы, по оси ординат — размеры раковины, мм

шее время. Кроме того, весьма вероятно, что более высокий темп роста обусловлен, в частности, ослаблением пищевой конкуренции в тех олигомикстных биоценозах, которые характерны для кутовых участков эстуариев. Возможно, также, что в этом случае сказывается и менее продолжительное угнетающее воздействие других абиотических факторов (например, обсыхания), наблюдающееся в более глубоких горизонтах.

Следует отметить, что угнетение роста имеет место, как правило, при обитании моллюсков в водоемах с постоянно пониженной соленостью, например, в Балтийском море и других солоноватоводных бассейнах. По-видимому, периодические опреснения, даже весьма значительные, могут (как в эстуариях) не только не угнетать, но, наоборот, стимулировать рост моллюсков, способных выбирать оптимальные солености, перемещаясь по вертикали.

Помимо более высоких темпов роста, эстуарные моллюски отличаются и большей индивидуальной плодовитостью (рис. 4). Они имели в выводковых сумках в 1,5—2 раза больше развивающихся зародышей, чем самки того же возраста, собранные в губе Чупа. Большая плодовитость эстуарных литторин обусловлена их большими размерами. Одноразмерные самки не отличались достоверно по плодовитости, откуда бы они не были взяты: из эстуариев или с открытого морского побережья.

Существование корреляции между размерами тела и плодовитостью самок *L. saxatilis* было установлено ранее (Кузнецов, 1960; Матвеева, 1974). Однако, как отметила Т. А. Матвеева, повышенная плодовитость самок этого вида наблюдается при «сглаженных суточных и сезонных колебаниях факторов внешней среды» (Матвеева, 1974, с. 111). Отмеченное нами увеличение плодовитости моллюсков, обитающих в эстуариях при чрезвычайно значительных колебаниях солености, свидетельствуют о нарушении закономерности, отмечен-

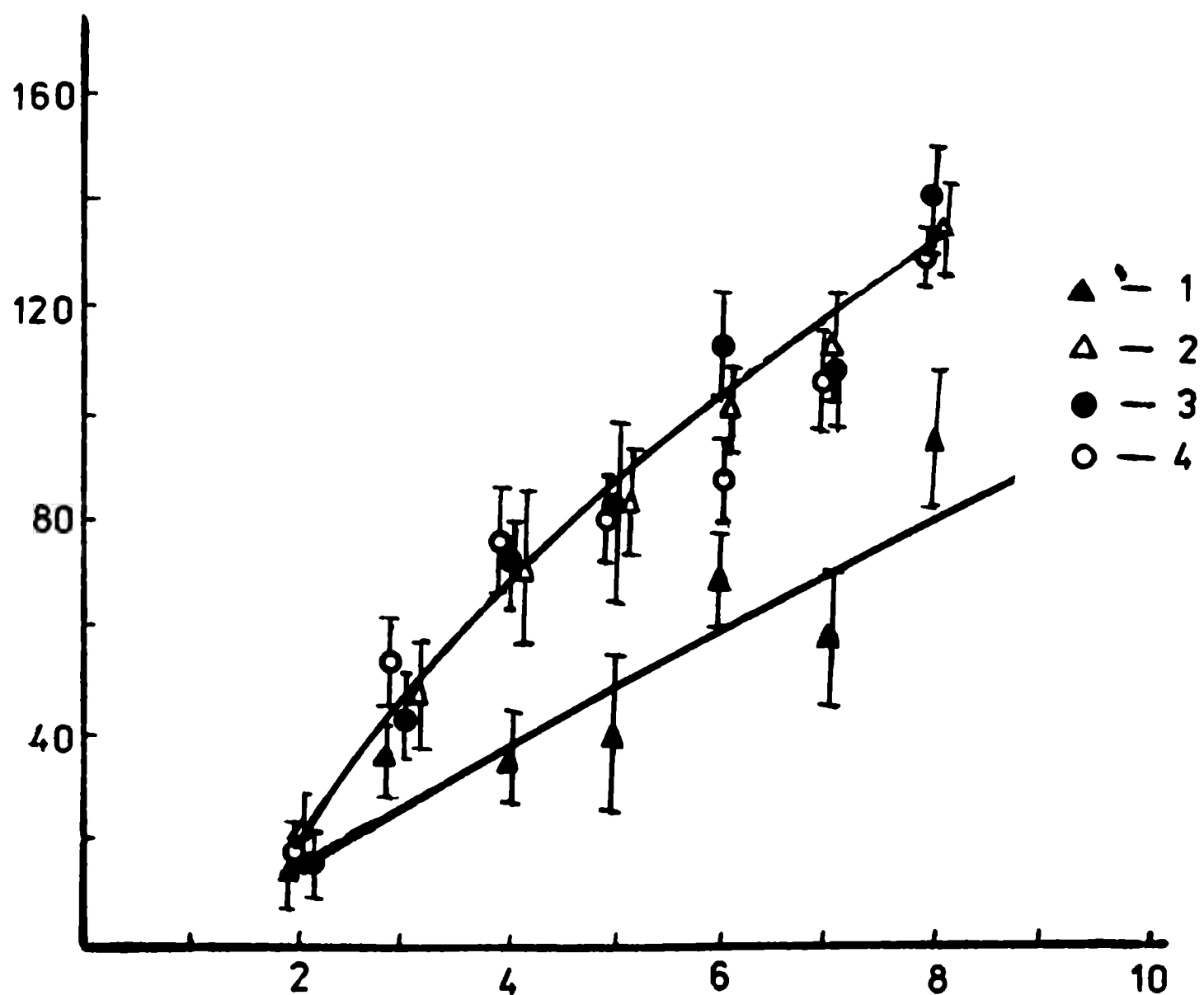


Рис. 4. Плодовитость *L. saxatilis* из губы Чупа (1) и эстуариев Колвицы (2), Гридины (3) и Пилы (4).

По оси абсцисс — возраст, годы; по оси ординат — количество зародыше сумке, шт.

ной Т. А. Матвеевой. Объяснением этому могут также служить изменения экологии животных вследствие их смещения в более низкие горизонты, что компенсирует отрицательные воздействия колебаний солености среды обитания.

Таким образом, исследованные эстуарные моллюски обладают чрезвычайно развитой способностью приспосабливаться к изменениям солености. Основу их адаптации составляет комплекс поведенческих реакций, оказывающих существенное влияние на ряд характеристик этих животных: их вертикальное и горизонтальное (вдоль эстуария) распределение, тем роста и плодовитость.

ЛИТЕРАТУРА

- Бергер В. Я. О приспособлениях к меняющейся солености некоторых литоральных беломорских моллюсков. В кн.: Соленостные адаптации водных организмов. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1976, с. 69—111.
- Бергер В. Я., Ковалева Н. М. Соленостные адаптации и характер распределения брюхоногого моллюска *Littorina saxatilis* в эстуариях Кандалакшского залива Белого моря.— В кн.: Экспериментальная экология морских беспозвоночных. Владивосток, изд. ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 23—26.
- Бирштейн Я. А. Рост и распространение *Cardium edule* заливов Мертвого Култука и Кайдака в Каспийском море в связи с соленостью.— ДАН СССР, 1936, т. 4, № 4, с. 517—520.
- Гурьянова Е. Ф., Закс И. Г., Ушаков П. В. Сравнительный обзор литорали русских северных морей.— Раб. Мурман. биол. ст., 1926, т. 1, 110—130.

- Гурьянова Е. Ф., Закс И. Г., Ушаков П. В. Литораль Кольского залива. — Тр. Лен. о-ва естествоиспыт., 1930, т. 60, № 2, с. 17 — 107
- Дерюгин К. М. Фауна Кольского залива и условия ее существования. — Зап. Акад. Наук, 1915, т. 31, с. 609—910.
- Зенкевич Л. А. Биология морей СССР М., изд. АН СССР, 1963, 738 с.
- Карпевич А. Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М., Пищ. пр., 1975, 432 с.
- Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М. — Л. изд. АН СССР, 1960, 322 с.
- Луканин В. В., Ошурков В. В. Структура литоральных поселений мидии в Кандалакшском заливе Белого моря. — Биология моря, 1981, № 5, с. 33—38.
- Луканин В. В., Ошурков В. В., Бергер В. Я. О распределении и запасах мидии в Кандалакшском заливе Белого моря. — В кн.: Итоги и перспективы изучения биологических ресурсов Белого моря. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1983, с. 49—55.
- Матвеева Т. А. Экология и жизненные циклы массовых видов брюхоногих моллюсков Баренцева и Белого морей. — В кн.: Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей, 1974, Л., Наука, с. 65—190.
- Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М., Наука, 1976, 291 с.
- Ошурков В. В., Луканин В. В. Сублиторальные поселения мидии в Кандалакшском заливе Белого моря. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1982, № 15, с. 5—11.
- Соколова М. Н. Условия существования и биоценотические связи массовых видов беспозвоночных эпифауны литорали Кандалакшского залива Белого моря. — Тр. Кандалакш. гос. зап., 1963, т. 4, с. 69—113.
- Binyon J. Salinity tolerance and permeability to water of the Starfish *Asterias rubens* L. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 1961, vol. 41, N 1, p. 161—174.
- Kinne O. Physiology of Estuarine Organisms with Special Reference to Salinity and Temperature: General Aspects. — In: Estuarine Ecology, A. A. A. S., Washington, D. C., 1967, p. 525—540.
- Kine O. Salinity — Animals — Invertebrates. — In: Marine Ecology, 1971, vol. 1, N 2, p. 820—995.
- Perkins U. C. The Biology of Estuarine and Coastal Water. Acad. Press, 1974, 678 p.
- Remane A. Die Brackwasserfauna. — Zool. Anz., 1934, (Suppl.), Bd. 7, S. 34—74.
- Remane A., Schlieper C. Die Biologie des Brackwassers. — Die Binnengewässer, Stuttgart, 1958, Bd. 22, S. 1—348.
- Segersstråle S. G. The recent increase in salinity of the coast of Finland and its influence upon the fauna. — J. Conseil. 1951, vol. 17, N 2, p. 103—110.

ИЗУЧЕНИЕ *OBELIA LONGISSIMA* (PALLAS, 1766) (HYDROZOA, THECAPHORA, CAMPANULARIIDAE) И ОСОБЕННОСТИ АУТОЭКОЛОГИИ ЭТОГО ВИДА В УСЛОВИЯХ БЕЛОГО МОРЯ

В. Н. Летунов, С. Д. Степаньянц

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

В настоящее время возрастает интерес к морским объектам как перспективным источникам веществ, важных для медицины, биологии и отдельных отраслей промышленности. В частности, колоннальные гидроиды могут служить сырьем для получения хитина, полиненасыщенных жирных кислот, возможно, простагландинов и т. д. Один из массовых видов гидроидов Белого моря — *Obelia longissima* (Pallas, 1766) — привлекает внимание исследователей как перспективный источник получения фотопротеина (обелина), белка, светящегося в присутствии ионов кальция.

В этой статье сообщаются результаты оригинальных исследований и литературные данные, касающиеся таксономии, распространения, морфологии, клеточного состава, питания и размножения этого вида.

Таксономия

Первые упоминания об обнаружении *O. longissima* в Арктическом бассейне относятся к концу прошлого—началу нынешнего столетия (Thompson, 1887; Levinsen, 1893; Broch, 1910 и др.). С тех пор во всех работах по фауне Арктики *O. longissima* характеризуется как наиболее типичный гидроидный полип этого региона, особенно Белого и Баренцева морей.

В синонимию *O. longissima* давно включались *O. flabellata*, *O. solovetzkiana*, а затем и *O. dichotoma* (Линко, 1911, Наумов, 1960). П. Корнелиус (Cornelius, 1975, 1982) также присоединяется к этому мнению, оставляя за видом название *O. dichotoma* (Linnaeus, 1758) как старший синоним. Однако существует и другая точка зрения о том, что *O. longissima* и *O. dichotoma* — два самостоятельных вида. По характеру ветвления колоний, форме и размерам гидротек и гонотек эти виды очень трудно различить. Однако последние данные свидетельствуют о довольно четких морфологических отличиях.

ях, заключающихся в ином соотношении длины ствола и ветвей, характере утолщения перисарка, форме ножки гидротеки и, что самое главное, в ином наборе подтипов нематоцист — «в» микробазических мастигофор (стр. 24, рис. 7). (Östman, 1982, 1983). Есть указания К. Остман и на некоторые экологические отличия: *O. dichotoma* не обитает на *Laminaria saccharina*, тогда как *O. longissima* поселяется преимущественно на талломах этой водоросли; *O. dichotoma*, в отличие от *O. longissima*, никогда не встречалась на литорали.

Известно, что в условиях скандинавских фиордов оба эти вида обитают вместе. Поэтому не исключено, что и в Белом море могут быть встречены не только *O. longissima*, но и *O. dichotoma*. Тем не менее, изучение имеющихся коллекций и живых колоний позволяет склоняться к мысли, что до сих пор в исследуемом регионе мы имели дело только с массовым видом *O. longissima*. Задача ближайшего времени состоит в изучении книдома беломорских колоний, взятых с разных глубин и из разных местообитаний.

Распространение

O. longissima имеет довольно широкий ареал. Он встречен преимущественно в холодных и умеренных водах Северного полушария; может быть охарактеризован как массовый панарктический, который, однако, также широко распространен и в бореальных водах Атлантического и Тихого океанов. Здесь южная граница его ареала проходит примерно по 35—40° с. ш.

O. longissima найден в умеренных водах Южного полушария (Магелланов пролив, Огненная Земля, Южные Оркнейские острова, Патагонский шельф, побережье Чили, Новая Зеландия) и в водах антарктического мелководья (Антарктический полуостров и море Космонавтов), где, однако, не относится к числу массовых.

В целом ареал *O. longissima* может быть охарактеризован как биполярный (рис. 1) (Степаньянц, 1980).

Как уже говорилось, *O. longissima* может встречаться на литорали. В этой зоне он найден в Белом море (Шидловский, 1902), в акваториях скандинавских фиордов (Östman, 1982), Канадского Арктического архипелага (Calder, 1970), тихоокеанского побережья Северной Америки (Fraser, 1937) и в Южном полушарии, включая побережье Антарктиды (Степаньянц, 1979). Предельные глубины обнаружения — 300 м в Северном полушарии и около 200 м в Южном.

Таким образом, *O. longissima* — эврибатный, преимущественно шельфовый вид, обитающий в основном при низких температурах, но переносящий, однако, и значительный летний прогрев.

Морфология

Разросшиеся колонии *O. longissima* выглядят как кустовидные образования, состоящие из гидроризы, ее ветвей и побегов. Побег складывается из зигзагообразного ствола и его ветвей I, II и III по-

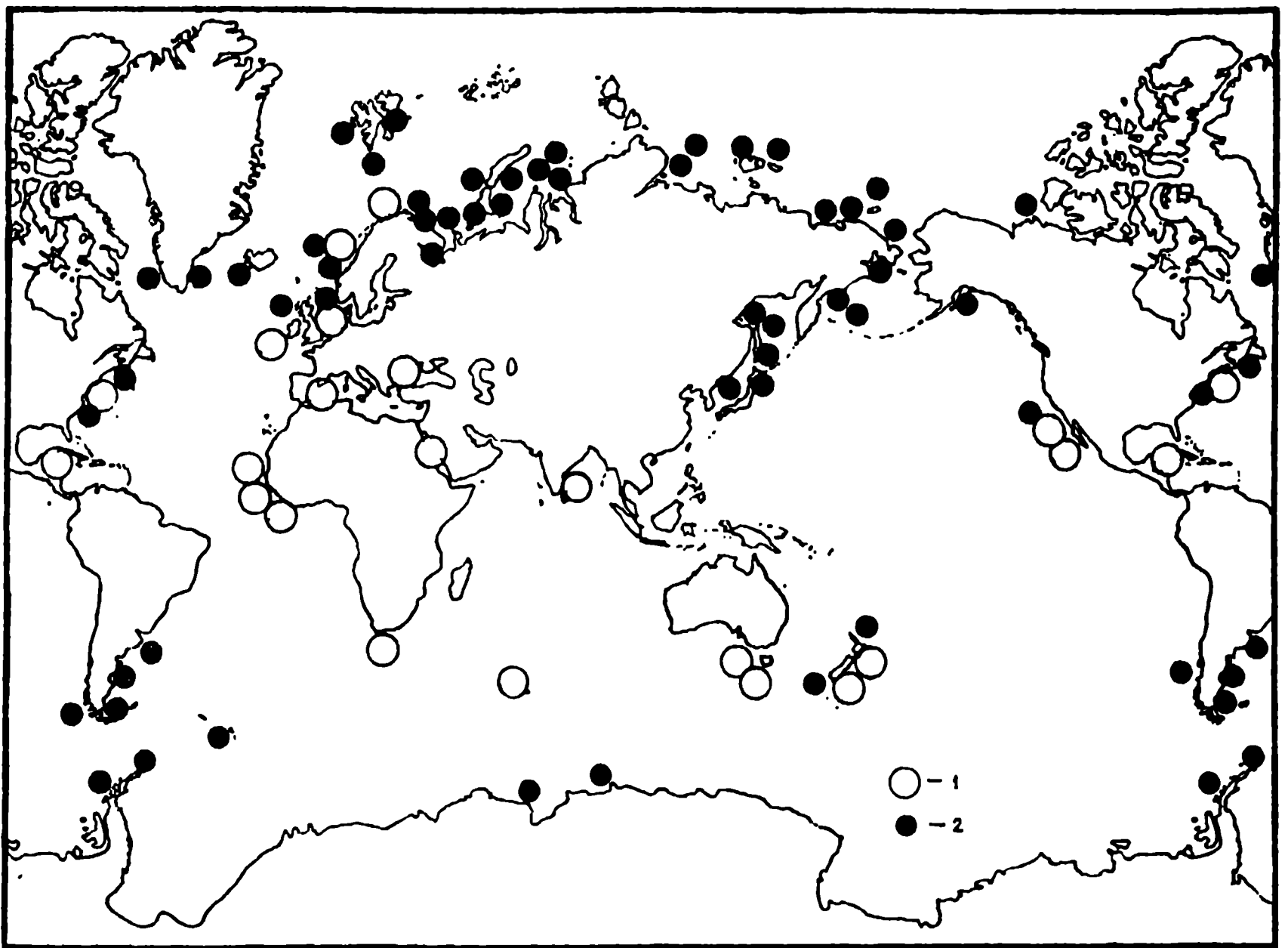


Рис. 1. Схема распространения *Obelia dichotoma* (1) и *Obelia longissima* (2).

рядков (рис. 2, вклейка) Результаты морфометрической обработки колоний, взятых с 1 п. м. субстрата * весной—в начале лета, показали, что побеги могут быть различной высоты: от 5 до 10 см — 34 побега; от 10 до 15 см — 48 побегов; от 15 до 20 см — 70 побегов; от 20 до 25 см — 25 побегов и свыше 25 см — 11 побегов. Как видно, наиболее часто встречаются побеги, высота которых лежит в пределах от 15 до 20 см.

Каждый побег можно разделить на 3 участка: 1) — проксимальный, самый старый, лишенный ветвей и несущий от 3 до 9 междоузлий средней длиной 3 мм; 2) — основной, самый крупный, имеющий 9—20 междоузлий средней длиной 5 мм и несущий густые ветви (число ветвей I порядка соответствует числу междоузлий) и 3) — дистальный, представляющий собой верхушку побега (растущая стволовая почка и почки ветвей I порядка), имеющий 4—7 междоузлий, несущих ветви. Наибольшее число зооидов расположено на ветвях основного участка.

Тело колонии и зооиды одеты хитиновым перисарком, цвет которого в пределах колонии неодинаков: темно-коричневый в основании и светло-желтый ближе к верхушке побега. В основании каждого междоузлия перисарк имеет до 14 кольцевых перетяжек. У крупных побегов (длиннее 25 см) гидрориза может подниматься по стволу

* В качестве субстрата использовалась веревка диаметром 15 мм, свободно свешивающаяся в воду на глубину 0—5 м.

и ветвям I порядка, срастаясь с ними, что создает эффект полисифонии.

Гидротека, окружающая головку гидранта (кормящего полипа) — на длинной ножке. Ножка имеет сплошную членистость или гладкий средний участок. Сама тека колокольчатой формы, заметно суженная к основанию, с почти ровным, слегка волнистым или зубчатым краем устья. Если зубцы имеются, то они пологие, неодинакового размера, числом до 17. Основание гидротеки имеет тонкую, прямую диафрагму.

Медузы отпочковываются от гонофоров, одетых гонотеками. Гонотека удлинено-овальная, на кольчатой ножке (5 колец), слегка расширенная дистально; заканчивается тонкой шейкой с устьем. Гонофоры развиваются в пазухах ножек гидрантов (рис. 3).

Развитие гонофора можно условно разделить на 4 стадии: 1) закладка бластостиля, начинающаяся с развития членистой ножки длиной 250 мкм, 2) формирование тела гонофора; 3) дальнейшее развитие бластостиля и закладка на нем супротивно расположенных медузоидных бугорков; 4) формирование зрелого гонофора (до 1000 мкм длиной), несущего до 30 развивающихся медуз.

У формирующихся на гонофоре медуз (рис. 3), которые достигают к моменту образования паруса 50 мкм в диаметре, закладывается 8 статоцистов, 16—24 будущих щупальца в виде утолщений по краю колокола, в центральной части субумбреллы виден манубриум (рис. 4, вклейка). Молодые, только что отделившиеся от гонофора медузы достигают 100 мкм в диаметре, несут до 24 коротких краевых щупалец, 8 статоцистов — по 2 между каждой парой радиальных каналов, 4 гонады в виде округлых выпячиваний стенки субумбреллы, расположенные под радиальными каналами, ближе к манубриуму. Манубриум в дистальной части несет ротовое отверстие, прикрытое сверху четырьмя наложенными друг на друга ротовыми лопастями. По мере роста медузы диаметр ее зонтика увеличивается до 4 мм. Число щупалец у половозрелой особи достигает 100. Созревающие гонады перемещаются к периферии субумбреллы и в момент полного созревания располагаются у самого края зонтика.

Клеточный состав

Гистологические исследования проводились на материале осенних колоний (октябрь, ноябрь) *O. longissima*, собранных в акватории Чупинской губы Кандалакшского залива Белого моря (район Беломорской биологической станции Зоологического института АН СССР). Перед фиксацией применяли анестезию животных изотоничным раствором хлорида магния. В качестве фиксаторов использовали жидкость Буэна, смесь из спирта, формалина и уксусной кислоты (соотношение 45:10:2) и 10% раствор формалина. Тотальные препараты окрашивали раствором бромфенолового синего. Полутонкие срезы (1 мкм) изготавливали на ультрамикротоме *LKB* и окрашивали метиловым синим—азуром 2—основным фуксином, гимо-

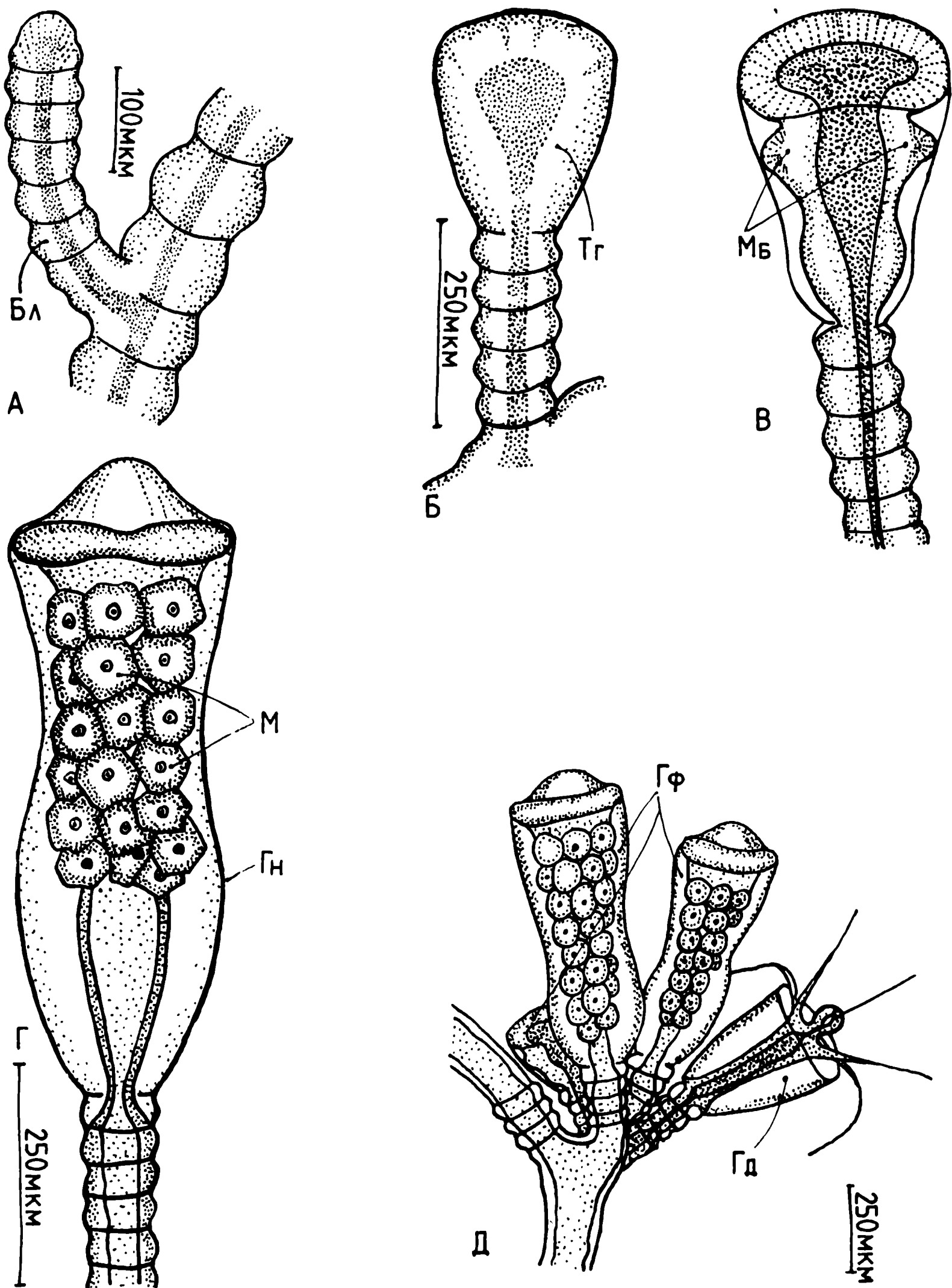


Рис. 3. Стадии развития гонофоров *Obelia longissima* и их расположение на побеге.

А — начало развития бластостиля (Бл), Б — формирование тела гонофора (Тг), В — закладка медузоподных буторков (Мб) на гонофоре, Г — зрелый гонофор (на проксимальной части бластостиля медузы не показаны), М — развивающаяся медузка, Гн — гонотека. Д — гонофорулы (на разных стадиях развития), расположенные в пазухе гидранта, Гф — гонофор, Гд — гидрант.

лаун-эозином—азуром 2. Прижизненную диссоциацию колоний на отдельные клетки проводили с помощью протеолитических ферментов — трипсина и проназы.

Как у всех Hydrozoa, мягкие ткани *O. longissima* складываются из наружной эпидермы, внутренней гастродермы и тонкой пластины

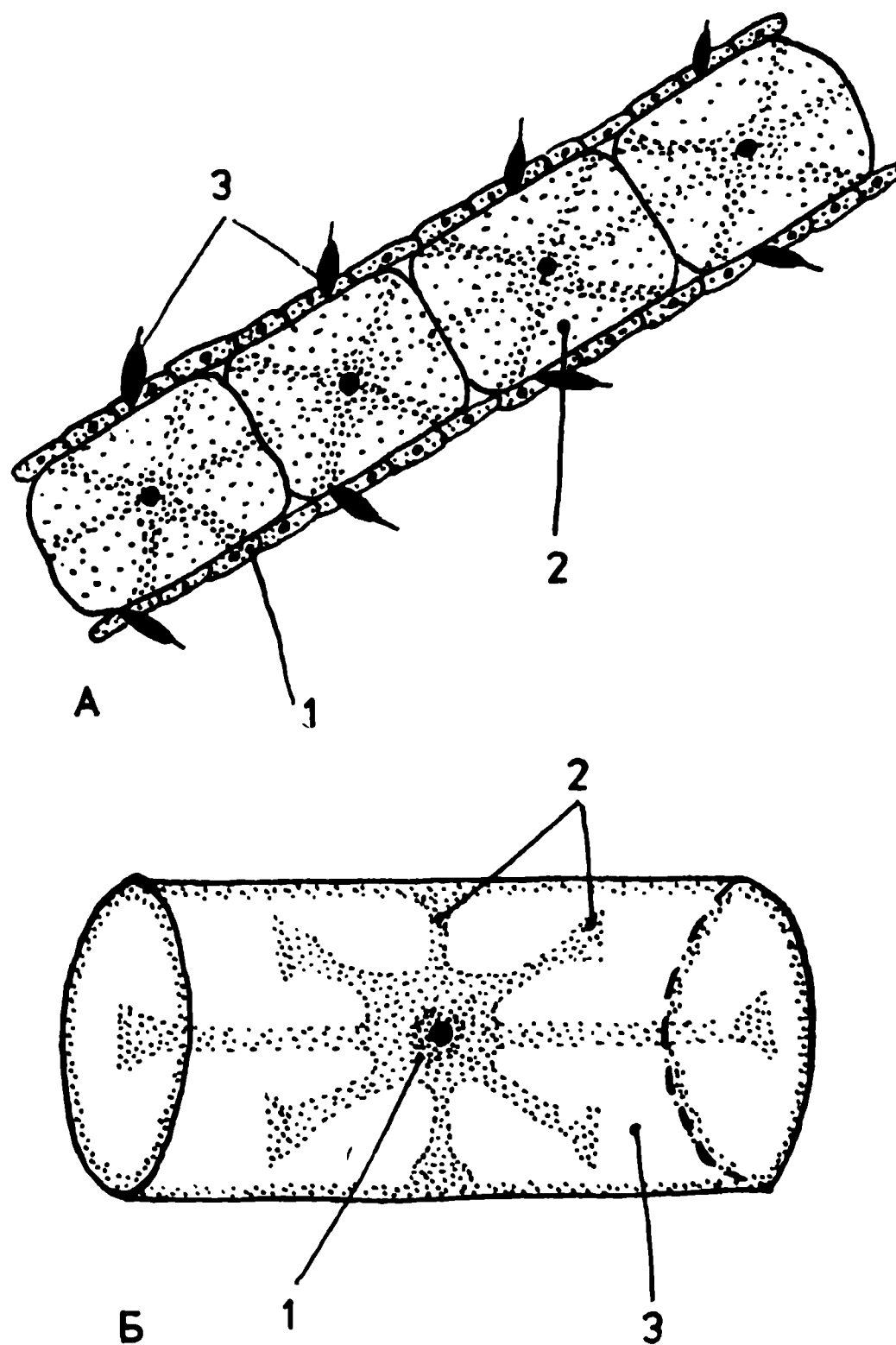


Рис. 5. Схема фрагмента щупальца гидранта *Obelia longissima*.

А — участок щупальца (1 — эпителиально-мышечные клетки эпидермы, 2 — гастродермальные клетки, 3 — стрекательные клетки), Б — отдельная гастродермальная клетка (1 — ядро, 2 — цитоплазматические тяжи, 3 — вакуоль)

неклеточной мезоглеи. Эпидерма менее гетерогенная, чем гастродерма, и состоит в основном из эпителиально-мышечных клеток, которые в щупальцах, гипостоме, желудочном отделе кормящих полипов и в ценосарке имеют разную форму.

Так, например, эпителиально-мышечные клетки щупалец сильно уплощены (рис. 5). В желудочном отделе гидранта эпителиально-мышечные клетки эпидермы также уплощены, а проксимальный конец каждой передней клетки плотно соединен с дистальным концом задней. Образующиеся таким образом «клеточные ряды» тянутся от верхушки гидранта к его основанию. При быстром сокращении этих клеток гидрант сжимается и втягивается в гидротекку. В эпидерме гипостома эпителиально-мышечные клетки имеют цилиндрическую форму и соединяются в пласт при помощи контактов в апикальной и базальной частях каждой клетки. По всей остальной длине клетки отделены друг от друга большими межклеточными

пространствами. В эпидерме ценосарка эпителиально-мышечные клетки имеют непостоянную форму, что, вероятно, связано с их непрерывной динамикой.

Помимо эпителиально-мышечных клеток, в эпидерме представлены нервные, секреторные и интерстициальные клетки. Эксперименты с прижизненной диссоциацией эпителиальных слоев на отдельные клетки показали, что гидранты *O. longissima* содержат несколько типов нервных клеток: униполярные би- и мультиполяры (рис. 6, А; вклейка) а также монополяры — последние, скорее всего, представляют сенсорные нейроны.

Плюрипотентные интерстициальные клетки располагаются в межклеточных пространствах и являются предшественниками нервных, стрекательных, секреторных и половых клеток.

Скопления дифференцирующихся нематоцитов (рис. 6, А; вклейка) встречаются в эпидерме гидрантных ножек и междоузлий, откуда они мигрируют в щупальца зооидов. Как уже было сказано, квидом беломорских *O. longissima* детально еще не изучен. По данным Остман (Östman 1982) он представлен одним типом нематоцист — гетеронемами рабдоидами «b»-мастигофорами микробазическими с двумя подтипами: А — «b»-мастигофорами (длина 6.5—10 мкм, ширина 2.0—3.0 мкм) — с веретеновидными капсулами и длинными нитями, которые встречаются, однако, и у других Campanulariidae и *F₁* — «b»-мастигофорами (длина 8.0—11.0 мкм, ширина 2.5—3.5 мкм) — с бобовидными капсулами и длинными нитями, несущими шипы. Остман отмечает, что последний подтип характерен только для *O. longissima* и может быть обнаружен на щупальцах полипов, вокруг гипостома, в апикальной эпидерме почек и в основании щупалец медуз (рис. 7). По данным того же автора атрихи изоризы двух подтипов (*I_B* и *I_d*) имеются исключительно у *O. dichotoma* и отсутствуют у *O. longissima*.

Среди секреторных клеток эпидермы колоний *O. longissima* наиболее часто встречаются так называемые моруловидные клетки, которые, как полагают (Knight, 1968, 1970), обеспечивают затвердевание (задубливание) перисарка. Известно, что перисарк *O. longissima* состоит на 80% из хитина — полимерного углевода, синтезируемого эпителиальными клетками эпидермы. По нашим данным, синтез хитина наиболее интенсивно протекает в дистальных участках растущих почек, поскольку здесь наиболее интенсивно идут процессы образования перисарка, связанные с морфогенезом.

Основную часть гастродермы составляют пищеварительные клетки, которые находятся либо в состоянии покоя, либо в состоянии активного захвата пищи посредством фагоцитоза и пиноцитоза. Каждому состоянию соответствует определенная морфология клеточной поверхности и внутриклеточных образований. При фагоцитозе, например, на клеточной поверхности образуется большое количество микроворсинок, увеличивается число дискоидальных структур, расположенных в апикальной части цитоплазмы, и т. д. (рис. 6 В) Большая часть цитоплазмы пищеварительных клеток за-

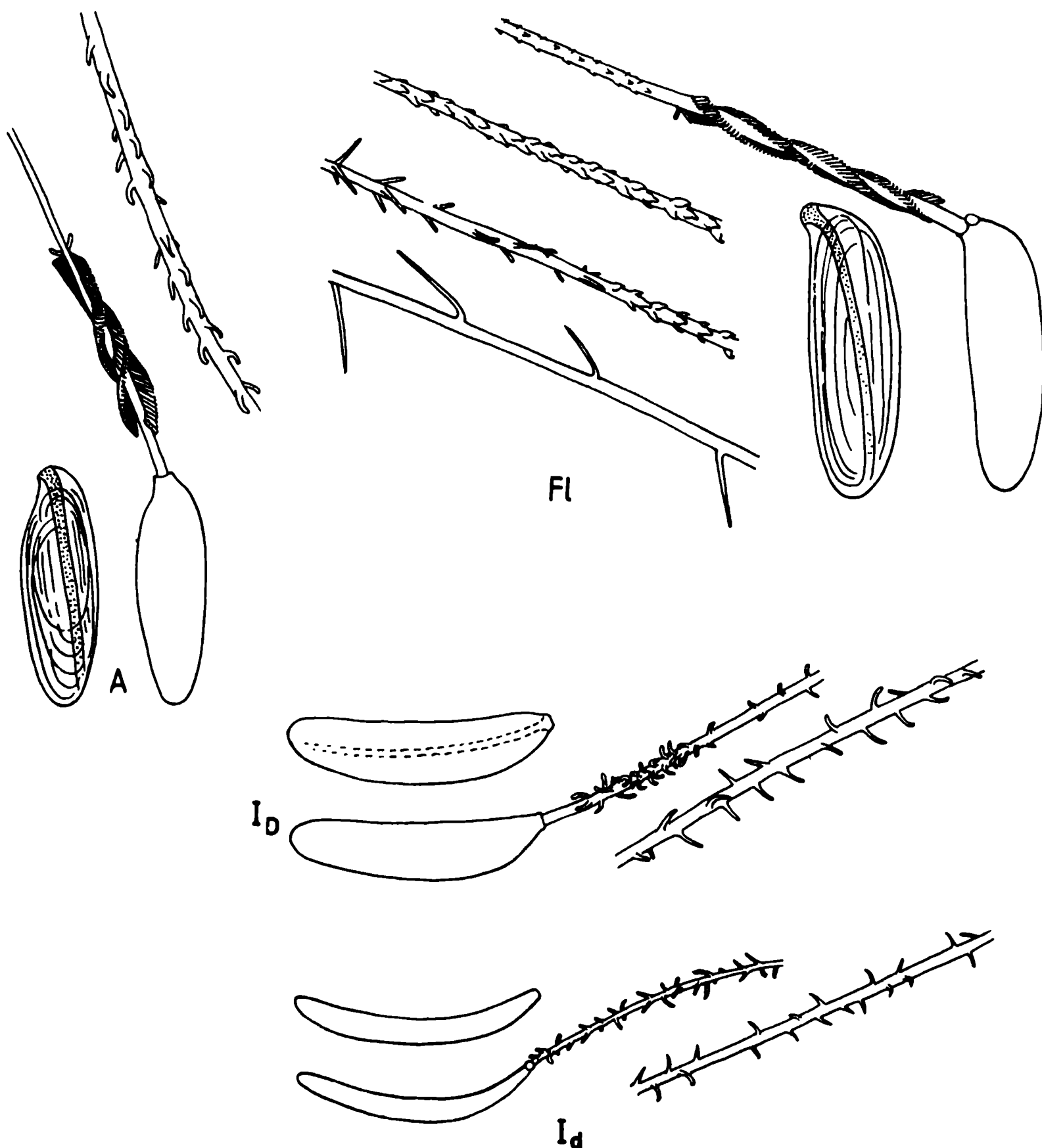


Рис. 7. Гетеронемы рабдоиды «в» — мастигофоры микробазические: *Obelia longissima* (подтипы A и F₁), *Obelia dichotoma* (подтипы I_D и I_d) (по Östman, 1983).

полнена электронносветлыми вакуолями, происхождение и функции которых пока не ясны.

Гастродермальные клетки различных участков полипа имеют разную специализацию. В щупальцах, например, каждая из них содержит по одной большой вакуоли (90% объема клетки). Эти клетки лежат стопкой одна над другой, образуя стержень, который служит опорой для щупальца (рис. 5) В верхних участках желудочного отдела гидранта расположено большое количество секреторных клеток, содержащих, по-видимому, протеолитические ферменты. Их скопление здесь связано с интенсивным полостным перевариванием заглоченной зооидами пищи.

Осенние и зимние колонии *O. longissima* способны светиться в ответ на химическую, механическую и электрическую стимуляцию.

Свечение в виде волн распространяется от места стимуляции в сторону верхушек побегов и ветвей I порядка. Биolumинесценция обеспечивается молекулами люциферин-люциферазы (Shimomura, Johnson, Saiga, 1962). Фотопротейны локализованы в фотоцитах, сконцентрированных в гастродермисе гидрантных ножек. Реакция свечения фотоцитов определена взаимодействием фотопротейна с ионами кальция, которые поступают к фотогенным пузырькам как из внутриклеточного депо, так и из внешней среды. Поскольку указанный фотопротейн (он назван Обелином) реагирует на очень низкие концентрации ионов Са, то он может служить чувствительным внутриклеточным индикатором этих ионов (Campbell, 1974).

О биологической функции свечений колоний *O. longissima*, как и других Hydrozoa, мало что известно. Полагают (Harvey, 1952; De Luca, 1978), что люминесценция колоний первично связана с защитой организма от переизбытка кислорода, который участвует в окислении фотопротейна и энергия которого в конечном счете высвобождается в виде квантов света. Возможно, что существует и вторичная, приспособительная функция свечения, которая связана с пищевым поведением или интегративной защитной реакцией гидрантов колонии, поскольку известно, что вслед за свечением происходит вытягивание гидрантов в гидротеки.

Питание

Для исследования работы пищеварительно-распределительного аппарата колоний приживляли отдельные побеги I порядка на пластины из оргстекла (Летунов, 1981). Через 10—15 суток побего-основатели разрастались в колонии небольших размеров, на которых можно было проводить эксперименты. Отдельный зооид или какая-либо часть побега отделялись от остальной колонии лигатурой из тонкой капроновой нити, наложенной таким образом, чтобы перекрыть гастральную полость, но не повредить мягкие ткани. Производилось дозированное кормление гидрантов из пипетки свежесвылупившимися науплисами *Artemia salina*.

Как известно, *O. longissima* — хищный организм, питающийся планктонными животными. Гидранты способны оказывать предпочтение тому или иному виду пищевых объектов. Предпочитаемая пища для этого вида гидроидов — крупные, быстродвигающиеся инфузории, трохофоры и планктонные рачки средних и мелких размеров (Летунов, 1981).

Питание колоний *O. longissima* складывается не только из ловли и заглатывания добычи отдельными зооидами с помощью щупалец и гипостома, но и из полостного переваривания пищи и ее распределения по колонии за счет работы гастроваскулярной системы как единого распределительного аппарата.

Полостное переваривание пищи происходит в желудочных отделах зооидов. Время переваривания одного науплиуса *A. salina* гидрантом — 20—30 мин. В результате ткани рачка превращаются

в кашницу, смешанную с гидроплазмой. Посредством токов гидроплазмы пищевые частицы разносятся по колонии.

Эксперименты с лигатурами и дозированным кормлением зооидов показали: 1) изолированный от колонии зооид (гастральная полость перекрыта лигатурой) не способен утилизировать пищу; 2) зоной интенсивной внутриклеточной утилизации переваренной пищи служат в основном растущие почки; 3) элементарным, нормально функционирующим участком колонии является растущая почка, соседний с ней зооид и соединяющий их ценосаркальный канал.

Токи гидроплазмы — результат перистальтических движений стенок желудочного отдела гидранта. Движение гидроплазмы имеет хорошо выраженную периодичность и направленность: она то входит в желудки зооидов, то выходит из них, то остается неподвижной. Направленное вытеснение пищи из желудочной полости гидранта обеспечивается тем, что первоначально гидроплазма, смешанная с частицами пищи, принудительно перегоняется в ценосаркальный канал колонии (нижний диафрагмальный сфинктер при этом расслаблен). При расширении желудочного просвета полостная жидкость устремляется внутрь гидранта, однако диафрагмальный сфинктер при этом смыкается, что препятствует возвратному поступлению крупных пищевых частиц внутрь гидранта. Через некоторое время пища оказывается распределенной по колонии, причем далеко не равномерно, поскольку основное количество пищевых частиц скапливается в гастральной полости растущих почек на периферии колонии. Концентрация пищи в почках происходит потому, что они имеют свою перистальтическую активность, причем ритмические волны сокращения стенки проходят в проксимо-дистальном направлении, т. е. от основания к верхушке. Благодаря этому почка как бы отфильтровывает от общеколониальной гидроплазмы пищевые частицы, которые затем поглощаются пищеварительными клетками.

Есть данные по работе пищеварительно-распределительного аппарата в пределах отдельного луча *, из суммы которых складывается колония (Марфенин, 1985). Оказалось, что ток гидроплазмы, входящий внутрь желудочного отдела гидранта, способен вызвать ответную перистальтику гидранта и, следовательно, ответный ток гидроплазмы. Благодаря этому эффекту перистальтика отдельных гидрантов на побеге синхронизируется. В результате формируется сильное магистральное течение, идущее по побегу и выходящее из него в гидроризу. Магистральное течение вызывает течение у следующего побега, заходя в него усиливается и продвигается далее, вплоть до окончания луча. При релаксации зооидов возникает обратное течение. Магистральные течения способствуют переносу пищевых частиц к периферии колонии, где располагается большое количество растущих почек.

* Луч состоит из отдельной ветви гидроризы со всеми принадлежащими ей побегами.

Рост и размножение

Рост колонии *O. longissima* изучался с помощью цейтраферной микрокиносъемки и микромеханографа (Лабас и др., 1982). Было показано, что *O. longissima*, как и всем колониальным гидроидам, свойствен феномен непрерывного роста. В колонии растут гидрантные, гонофорные и ствольные почки, а также дистальные части гидроризы. Ритмичная двигательная активность растущих почек, называемая ростовыми пульсациями, связана с пищеварением (см. выше), формообразованием и ростовыми процессами.

Растущие почки и дистальные участки гидроризы следует рассматривать как специальные органы бесполого размножения (гидрантные и гонофорные почки) и роста (ствольные почки и дистальные участки гидроризы). Эти органы имеют на своем дистальном конце утолщенный участок эпидермы, так называемую морфогенетическую шапочку (рис. 8). Есть основания предполагать, что секреторная и двигательная активность клеток, составляющих морфогенетическую шапочку, обеспечивает формирование перисарка верхушки роста, что в конечном счете и определяет внешний вид колонии.

Скорость роста и вегетации колоний *O. longissima* в течение года неравномерны. В Кандалакшском заливе Белого моря они наиболее интенсивны осенью и зимой. Скорость роста колоний резко увеличивается в конце сентября—октябре. В этот период колонии достигают самых больших размеров (длина среднего побега — 15 см) и дают наибольшие биомассы (500—700 г/м²).

Весной, при повышении температуры воды до +3° С (чаще всего в мае) на побегах колоний начинают в массе появляться гонофоры. Примерно в это же время начинает ухудшаться состояние колоний: снижается скорость роста, укорачиваются побеги, убывает биомасса. Угнетению *O. longissima*, вероятно, способствует быстрое повышение

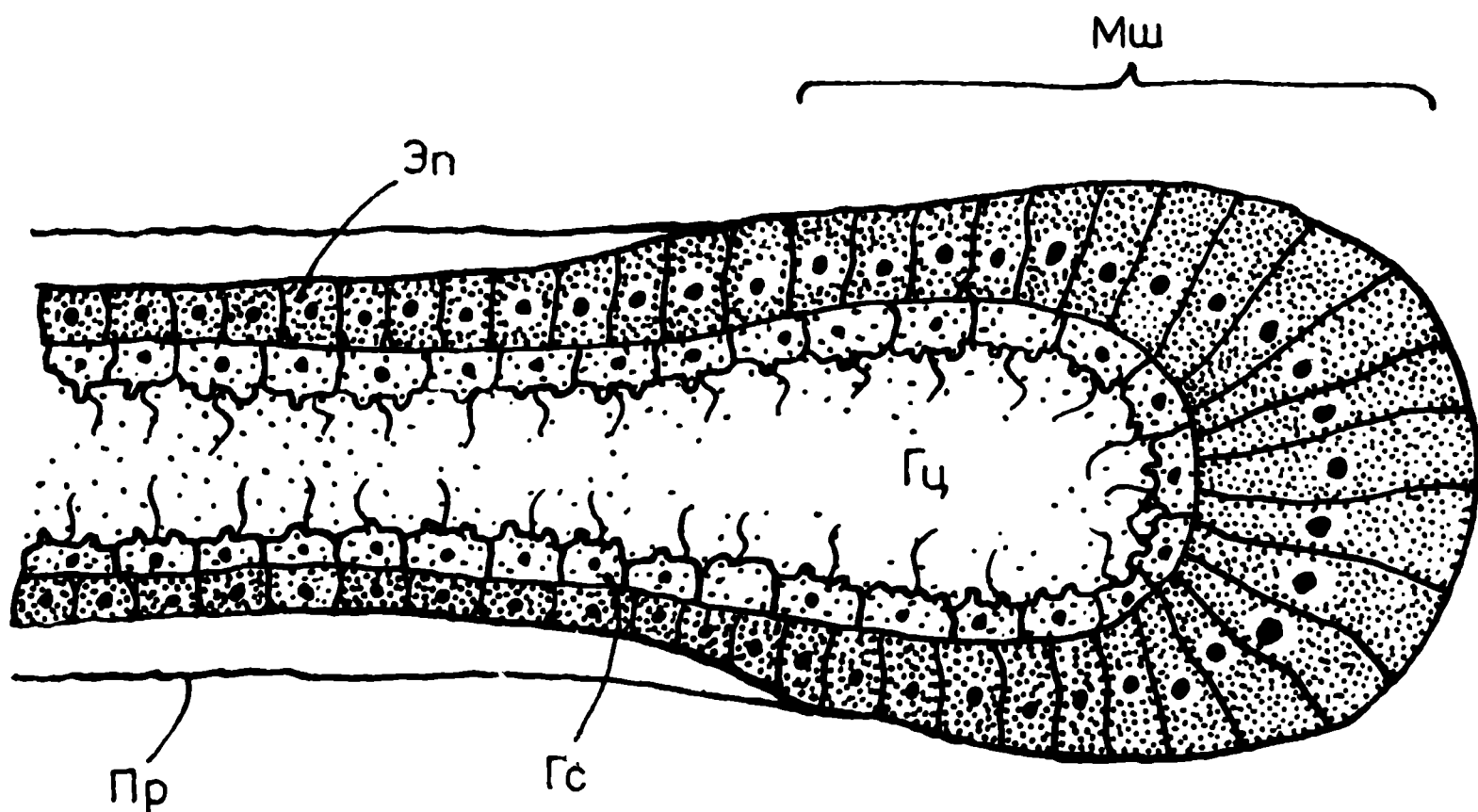


Рис. 8. Схема строения гидрантной почки *Obelia longissima*.

Гц — гастронель, Гс — гастродерма, Эп — эпидерма, Пр — перисарк, Мш — морфогенетическая шапочка.

температуры воды и снижение солености талыми водами. Возможно, угнетению колоний способствует также увеличение в это время численности голожаберного моллюска *Eubranchius exiguus*, живущего на обелии и питающегося ее тканями.

Возникает вопрос, какие механизмы обеспечивают возможность колониям *O. longissima* интенсивно расти в холодный период времени? Одним из серьезных факторов, влияющих на кинетику метаболических процессов как отдельной клетки, так и всего организма, может быть снижение жидкостности липидного матрикса протоплазматических мембран, вызванное падением температуры. У организмов, ведущих активный образ жизни в условиях низких температур, должны существовать механизмы, препятствующие затвердеванию мембранных липидов. Одним из них может быть повышение интенсивности синтеза полиненасыщенных жирных кислот — предшественников простагландинов.

Эксперименты, выполненные В. Н. Летуновым совместно с Ю. А. Лабасом по описанной ранее методике с использованием ацетилсалициловой кислоты — ингибитора синтеза полиненасыщенных жирных кислот (Лабас и др., 1982), показали, что эти кислоты играют важную роль в процессах роста и формирования зимних колоний *O. longissima*. При введении ацетилсалициловой кислоты резко тормозится рост гидрантных почек, прекращаются токи гидроплазмы и, в конечном счете, наступает деструкция мягких тканей колонии. Это позволяет предположить, что в зимних колониях *O. longissima* может быть повышен синтез полиненасыщенных жирных кислот и, следовательно, простагландинов.

Сказанное подтверждает подчеркиваемую ранее мысль о холодноводной природе *O. longissima*. Отсюда понятно, почему центр ареала этого вида лежит в полярных акваториях.

Характерно, что другие представители рода *Obelia* — *O. geniculata*, *O. flexuosa* и *O. loveni*, известные как более тепловодные, но также широко встречающиеся в Белом море, осенью и зимой находятся в состоянии покоя, которое близко к анабиозу (Летунов, 1981). Весной и летом, наоборот, колонии этих видов хорошо растут и размножаются.

ЛИТЕРАТУРА

- Варфоломеев С. Д., Мевх А. Т. Простагландин молекулярные биорегуляторы: биокинетика, биохимия, медицина. М., изд-во МГУ, 1985, 307 с.
- Лабас Ю. А., Белоусов Л. В., Баденко Л. А., Летунов В. Н. Методика регистрации линейного роста и перемещения клеточных масс у многоклеточных животных и растений. — Цитология, 1982, т. 29, № 8, с. 273—279.
- Летунов В. Н. Пищевое поведение, пищеварительно-распределительный аппарат и морфогенез у колониальных гидроидных полипов отр. Leptolida. Автореф. канд. дис., Л., 1981, 16 с.
- Линко А. К. Гидроиды Г.— Фауна России. С.-Пб., 1911, 250 с.
- Марфенин Н. Н. Колониальная организация у гидроидов.— Автореф. докт дис. М. 1986, 48 с.
- Наумов Д. В. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. М.— Л., 1960, 586 с. (Опред. по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР, № 70).

- Перцева М. Н. Мембранный комплекс гормонорецептор — аденилатциклаза и его функциональное формирование в онтогенезе.— Успехи совр. биологии. 1982, т. 93, № 63, с. 382—396.
- Степаньянц С. Д. Гидроиды вод Антарктики и Субантарктики.— Исслед. фауны морей, 1979, вып. 22 (30), 199 с.
- Степаньянц С. Д. О космополитизме у гидроидов.— В кн.: Теоретическое и практическое значение кишечнополостных. Л., Наука, 1980, с. 114—122.
- Шидловский А. Материалы по фауне гидроидов Арктических морей. I. Гидроиды Белого моря у берегов Соловецких островов.— Тр. О-ва исп. прир. Харьк. у-та, 1902, т. 36, № 1, с. 3—268.
- Broch H. Die Hydroiden der arktischen Meere.— In: Fauna Arctica, 1910, Bd 5, N 1, S. 129—248.
- Calder D. R. Thecate Hydroids from the Shelf Waters of Northern Canada, 1970, vol. 27, N 9, p. 1501—1547
- Campbell A. K. Studies on Obelin Ca^{2+} — activated bioluminescent protein from hydroid *Obelia geniculata*.— Biochim. Soc. Trans., 1974, vol. 2, N 5, p. 995, 996.
- Cornelius P. F. S. The hydroid species of *Obelia* (Coelenterata, Hydrozoa: Campanulariidae) with notes on the medusa stage.— Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool., 1975, vol. 28, N 6, p. 249—293.
- Cornelius P. F. S. Hydroids and medusae of the family Campanulariidae recorded from the eastern North Atlantic, with a world synopsis of genera.— Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool., 1982, vol. 42, N 2, p. 37—148.
- De Luca M. Bioluminescence and Chemiluminescence.— Methods in Enzymology., Acad. Press., 1978, vol. 57, 653 p.
- Fraser C. M. Hydroids of the Pacific coast of Canada and the United States. Toronto, 1937, 207 p.
- Harvey E. N. Bioluminescence. N. Y., Acad. Press., 1952, 649 p.
- Knight D. P. Cellular basis for quinone tanning of the perisarc in the thecate hydroid *Campanularia* — *Obelia flexuosa*.— Nature, 1968, vol. 213, p. 584—586.
- Knight D. P. Tanning cell in a thecate hydroid (*Campanularia flexuosa*).— Proc. Chall. Soc., 1970, vol. 4, p. 60—61.
- Levinsen G. M. R. Meduser, Ctenophorer og Hydroider fra Gronlands Vest Kyst, tilligemed Bemerkninger om Hydroidernes Systematik.— Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren., 1893, vol. 5, p. 143—220.
- Östman C. Nematocysts and Taxonomy in *Laomedea*, *Gonothyrea*, and *Obelia* (Hydrozoa, Campanulariidae).— Zool. Scripta, 1982, vol. 11, N 4, p. 227—241.
- Östman C. Taxonomy of scandinavian Hydroids (Cnidaria, Campanulariidae): a study based on nematocyst morphology and isoenzymes.— Acta universitates upsaliensis., 1983, vol. 672, 22 p.
- Shimomura O., Johnson F. H., Saiga Y. Extraction, purification and properties of aequorin, a bioluminescent protein from the luminous hydromedusan *Aequorea*.— Journ. Cell. Comp. Physiol., 1962, vol. 59, p. 223—240.
- Thompson W. The Hydroida of the «Vega» — Expedition.— In: Vega-Expeditionens Vetenskapliga Jakttagelser. Stockholm, 1887, vol. 4, p. 386—400.

ЭКОЛОГИЯ ЛИЧИНОК *MYTILUS EDULIS* L. В ГУБЕ ЧУПА (БЕЛОЕ МОРЕ)

Н. В. Максимович, В. М. Ведерников

Ленинградский государственный университет

В литературе широко распространено представление о растянутом или даже неоднократном вымете гамет у мидий Белого моря (Паленичко, 1948; Милейковский, 1963; Кузнецов, 1960; Кауфман, 1974; Кунин, Сиренко, 1978; Максимович, 1978; Кунин, 1982; Кулаковский Кунин, 1982). Это мнение основано на результатах изучения динамики численности личинок в планктоне и особенностей их оседания. В то же время итоги исследований полового цикла мидий свидетельствуют о почти единовременном нересте этих моллюсков на сравнительно больших площадях Белого моря (Савилов, 1953; Максимович, 1979, 1985). Таким образом, возникла настоятельная необходимость пересмотра представлений о динамике численности и оседании личинок *Mytilus edulis* L.

Материал и методика

Работы были проведены в июне—сентябре 1982—1983 гг. в Керетском архипелаге (Белое море, Кандалакшский залив). По характеру прибрежных биотопов и обилию поселений мидий этот район весьма типичен для Карельского берега Кандалакшского залива. Общая площадь его акватории около 1.5 км² при протяженности береговой линии 5 км. Поселения мидий расположены полосой в осушной зоне и в верхней сублиторали до глубины 1—2 м. Незначительные по площади мидиевые банки имеются только на немногих участках с сильными приливо-отливными течениями. Плотность поселений обычно не превышает 1000 экз./м², при этом 10—90% (в среднем 60%) от общей численности моллюсков составляют половозрелые особи (Максимович, Протопопова, 1984).

Планктонные сборы выполнялись на 6 станциях через каждые 5—10 дней сетью Джели с диаметром входного отверстия 25 см. В открытых участках каждая проба была получена в результате 1—3 вертикальных тралений в слое воды 0—10 м, а на мелководных участках (у берега) — 1—3 горизонтальных тралений протяженностью 25 м на глубине 0—2.5 м. В каждой пробе оценивали количество личинок и их размерно-частотное распределение при классовом интервале 50 мкм.

В 1982 г. проводилось изучение динамики оседания мидий на асбоцементные пластинки, установленные на глубине 1—5 м, а в 1983 г. — на нитчатые субстраты, расположенные на глубине 2.5 м. Плотность поселения осевших личинок определяли через каждые 5—10 дней как среднее из данных, полученных либо с 7—8 пластинок, либо 3 нитчатых субстратов. В 1983 г. после взятия проб все оставшиеся субстраты очищали от спата.

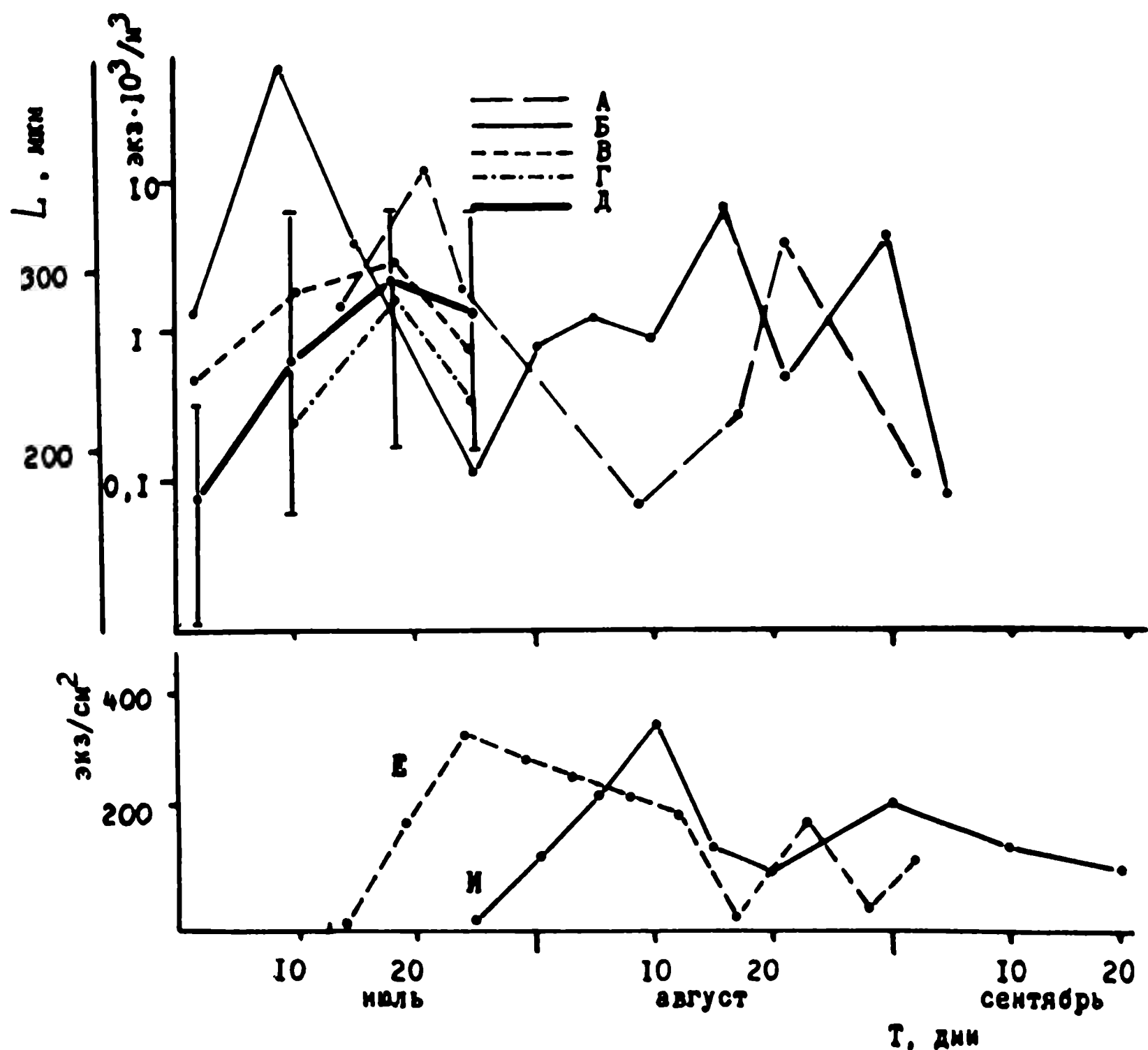
Результаты и обсуждение

Динамика численности личинок в планктоне

Нерест мидий в изученной акватории в 1982 г. был отмечен 25 июня, а в 1983 г. 10 июня, что обусловило различия в сроках развития планктонных личинок *M. edulis* в эти годы. В 1982 г. личинки размером 100—200 мкм были встречены в первых числах июля. Пик численности личинок в верхнем 10-метровом слое воды (11 тыс. экз./м²) был отмечен 21 июля при температуре воды 14—15°. 9 августа наблюдали снижение плотности поселения личинок, а 21 числа этого месяца — вторую вспышку численности. К началу сентября количество личинок в планктоне вновь уменьшилось (см. рис. А).

В 1983 г. проведено две серии наблюдений (см. рис. Б, В). В прибрежном участке в проливе Сухая салма личинки размером 100—120 мкм были обнаружены уже 21 июня. Первый наибольший пик численности личинок (18.7 тыс. экз./м³) наблюдали здесь 9 июля при температуре воды 13—18°. К 25 числу этого месяца их плотность поселения снизилась, а в течение августа было отмечено еще два пика (см. рис. Б). В открытых участках губы Чупа в начале июля в планктоне присутствовали личинки размером до 220 мкм (в среднем 180 мкм). Наибольшая их численность (8 тыс. экз./м³) была отмечена 18 июля при среднем размере особей 300 мкм (см. рис., В). Уже через несколько дней она снизилась в 4 раза.

При сопоставлении кривых, характеризующих динамику численности личинок разного размера (см. рис. В, Г) в открытой части акватории видно, что рост численности великонхов к 20 июля сопровождался одновременным увеличением плотности поселения педивелигеров (в данном случае речь идет о личинках размером более 300 мкм). Характерно, что в основном за счет этой же размерной группы происходит также отмеченное позже снижение общей плотности поселения личинок в планктоне при одновременном уменьшении их модального размера (см. рис., В, Г, Д). Эти результаты однозначно свидетельствуют о том, что в исследованной акватории в конце июля идет процесс массового оседания личинок *M. edulis*. В дальнейшем в августе 1983 г. великонхов размером менее 250 мкм в планктоне практически не было, а появились личинки в 350—600 мкм с синей или черной каймой по краю раковины. Такая окраска периостракума характерна для створок диссоконха мидий, ко-



Динамика численности личинок и спата *M. edulis* в губе Чупа Белого моря. Плотность поселения личинок в планктоне: А — в 1982 г. (горизонт 0–10 м), Б — в 1983 г. (0–2,5 м), В — в 1983 г. (0–10 м), Г — в 1983 г. (0–10 м, личинки крупнее 300 мкм), Д — динамика оцального размера личинок в 1983 г. Е — плотность поселения спата в 1982 г. И — динамика оседания личинок в 1983 г.

По осям абсцисс — время наблюдений, дни, по осям ординат — сверху — наибольший размер личинок, мкм (слева) и плотность поселения личинок, г — экз./м³ (справа), плотность поселения спата, экз./см².

торый развивается главным образом после их оседания на субстрат (Field, 1923). Судя по размерам, эти особи находятся на ранних этапах постларвального развития — стадия early plantigrades (Bayne, 1964)

Оседание личинок на коллекторы

В 1982 г. первые личинки на асбоцементных пластинах были обнаружены 25 июля. Наибольшая плотность поселения спата наблюдалась 10 августа (см. рис., И). К 20 числу этого месяца она упала почти в 2 раза, и далее до конца сезона происходило снижение численности молоди мидий на пластинках. В 1983 г. наблюдалась аналогичная картина с той только разницей, что первые сеголетки *M. edulis* были найдены уже 14 июля, а наибольшее их количество отмечено 24 июля. Кроме того, во второй половине августа было отмечено 2 резких минимума — 17 и 28 числа (см. рис., Е).

Обращает на себя внимание несовпадение экстремумов на кривых, отражающих динамику численности личинок на мелководье, с одной стороны, и в открытых участках, с другой (см. рис., Б, В). Известно, что в Белом море наибольшее количество меропланктона сосредоточено в верхнем 5-метровом слое (Кокин, 1976; Ошурков и др., 1982), поэтому большая плотность личинок в прибрежных участках отчасти объясняется ограничением облова здесь только поверхностным горизонтом. Возможно также, что более ранний и бо́льший пик численности велигеров у берега обусловлен их временным скоплением вблизи материнских поселений.

Что касается резкого снижения численности личинок к 15 и 25 июля соответственно 1983 и 1982 гг., то оно не может объясняться только начавшимся в это время оседанием, тем более, что речь идет о личинках, средний размер которых составляет всего 240 мкм. С большей вероятностью уменьшение плотности поселения велигеров может быть представлено как результат их перераспределения по акватории, при этом различие в численности личинок в прибрежных и открытых участках почти исчезает. Это подтверждается также продолжающимся в рассматриваемый период для акватории увеличением количества великонхов мидий (см. рис., В, Д). Дальнейшее снижение плотности поселения планктонных личинок объясняется их массовым оседанием (см. рис., А, Б, Е, И).

Многие исследователи отмечают, что начало оседания мидий в губе Чупа приходится на вторую половину августа (Кунин, Сиренко, 1978; Кунин, Кулаковский, 1979; Кулаковский, Кунин, 1982; Кунин, 1982; Максимович, 1982). Вместе с тем, некоторые авторы в этом же районе Кандалакшского залива наблюдали первых сеголетков мидий на искусственных субстратах уже в первой декаде июля (Сиренко, Кунин, 1977; Бергер и др., 1985). Это можно объяснить тем, что обилие личинок *M. edulis* и характер динамики их плотности поселения в планктоне в разные годы обусловлены особенностями температурного режима, определяющего сроки размножения беломорских мидий (Савилов, 1953; Максимович, 1979, 1985; Кауфман, 1977).

Весьма интересен факт обнаружения нескольких пиков численности личинок в августе. Обычно он объясняется растянутым или неоднократным нерестом моллюсков (Кунин, Сиренко, 1978; Кунин, 1982; и др.). Результаты наших исследований позволяют трактовать резкие колебания численности личинок иным образом. На графиках (см. рис., Б, И) видно, что наблюдаемые в августе 1983 г периоды максимальной численности личинок в планктоне соответствуют снижению интенсивности их оседания. Очень похожая картина отмечена нами и в августе 1982 г. (см. рис., А, Е), когда повторная вспышка численности мидий в планктоне соответствовала резкому снижению их плотности поселения на субстратах.

Известно, что молодые мидии могут повторно перейти к планктонному образу жизни, используя для облегчения парения нити биссуса (Maas Geesteranus, 1941; Verway, 1952; Bayne, 1964). Имен-

но такие особи и были отмечены в планктоне в августе, поэтому очевидная сопряженность в динамике планктонных личинок и спата может рассматриваться как результат последовательных оседаний и периодических возвращений в планктон особей одной и той же генерации. Явление вторичного оседания в пополнении естественных и искусственных поселений мидий широко известно (Maas Geesteranus, 1942; Verwey, 1952; De Blok, Geelen, 1958; Bayne, 1964, 1977; Милейковский, 1979) и отмечено также для Белого моря (Бергер и др., 1985). Таким образом, полученные нами данные подтверждают положение об одноразовом массовом нересте мидий в популяциях Белого моря. Сравнительно короткий период вымета гамет и синхронный нерест *M. edulis* характерны для моллюсков и в других частях их ареала: в Балтийском море (Kautsky, 1974), в заливе Аркашон (Lubet, 1959), в проливе Каттегат (Jorgensen, 1981), в Ирландском море (Chipperfield, 1953). Таким образом, возможно, что выделение нескольких субгенераций личинок неправомерно.

ЛИТЕРАТУРА

- Бергер В. Я., Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л., Луканин В. В., Ошурков В. В. Экология и перспективы культивирования мидий в Белом море. В кн.: Исследование мидий Белого моря. Л., Зоол. ин-т, 1985, с. 98—114.
- Кауфман З. С. Экологические закономерности нереста массовых видов беломорских беспозвоночных.— Зоол. журн., 1974, т. 55, № 1, с. 5—16.
- Кауфман З. С. Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных. Л. Наука, 1977, 265 с.
- Кокин К. А. Зоопланктон мелководий Канда拉克шского залива Белого моря.— Научн. докл. высш. школы, биол. науки 1976, № 9, с. 47—50.
- Кузнецов В. В. Время и температурные условия размножения морских беспозвоночных.— Матер. по компл. изучению Белого моря, 1963, вып. 2, с. 32—52.
- Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Предварительные результаты по выращиванию мидий на искусственных субстратах в условиях Белого моря. В кн.: Экологические исследования перспективных объектов марикультуры фауны Белого моря. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1982, с. 36—55.
- Кунин Б. Л. Динамика численности личинок *Mytilus edulis* в планктоне и их оседание на различные субстраты.— В кн.: Повышение продуктивности и рациональное использование биол. ресурсов Белого моря. Л., Наука, 1982, с. 49—51.
- Кунин Б. Л., Кулаковский Э. Е. Особенности роста *Mytilus edulis* L. на искусственных субстратах плотов-коллекторов в Белом море.— В кн.: Пром. двустворчатые моллюски-мидии и их роль в экосистемах. Л., Наука, 1979, с. 75—76.
- Кунин Б. Л., Сиренко Б. И. Рост мидий на искусственных субстратах в Белом море.— В кн.: Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. Л., Наука, 1978, с. 108—110.
- Максимович Н. В. Особенности распространения, рост и продукционные свойства популяций некоторых *Mytilidae* Белого моря.— В кн.: Закономерности распределения, и экология прибрежных биоценозов. Л., Наука, 1978, с. 105—107.
- Максимович Н. В. Некоторые особенности репродуктивного цикла *Mytilus edulis* L. в губе Чупа Белого моря.— В кн.: Промысловые двустворчатые моллюски-мидии и их роль в экосистемах. Л., Наука, 1979, с. 84—86.
- Максимович Н. В. Репродуктивный цикл *Mytilus edulis* L. в губе Чупа.— В кн.: Исследование мидий Белого моря. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1985, с. 22—35.
- Максимович Н. В., Протопопова Е. В. Количественные закономерности воспроизводства естественных поселений *Mytilus edulis* L. в условиях губы Чупа. В кн.: Морфология, систематика, филогения и экогенез двустворчатых моллюсков. М., Наука, 1984, с. 55—57.

- Милейковский С. А. О связи между температурными границами нереста вида и его зоогеографической принадлежностью у морских беспозвоночных.— Зоол. журн., 1960, вып. 5, с. 666—669.
- Милейковский С. А. Экология и поведение личинок мидий во время их пребывания в планктоне. В кн.: Промысловые двустворчатые моллюски-мидии и их роль в экосистемах. Л., Наука, 1979, с. 86—88.
- Ошурков В. В., Шилин М. Б., Оксов И. В., Смирнов Б. Р. Сезонная динамика меропланктона в губе Чуна (Белое море). Биол. моря, 1982, № 1, с. 3—10.
- Сиренко Б. И., Кунин Б. Л. Сезонная динамика оседания эпibiонтов на искусственные субстраты в Белом море.— В кн.: I Всесоюзная конф. по морской биол., Владивосток, изд. ДВНЦ АН СССР, 1977, с. 128.
- Паленичко З. Г. Особенности биологии беломорской мидии.— Зоол. журн., 1948, т. 27, вып. 5, с. 411—420.
- Савилов А. И. Рост и его изменчивость у беспозвоночных Белого моря *Mytilus edulis*, *Mya arenaria* и *Balanus balanoides*.— Тр. ИО АН, 1953, т. 7, с. 198—258.
- Bayne B. L. Primary and second settlement in *Mytilus edulis* L. (Mollusca).— J. anim. ecology, 1964, vol. 33, N 3, p. 513—523.
- Bayne B. L. 9 (edd.). Marine mussels: their ecology and physiology. Cambridge, 1977, 506 pp.
- De Blok J. W., Geelen H. F. M. The substratum require for the settling of mussels (*Mytilus edulis*).— Arch. neerl. zool., suppl., 1958, vol. 13, p. 446—460.
- Chipperfield P. P. Observation on the breeding and settlement of *Mytilus edulis* (L.) in Brithish waters.— J. mar. biol. Ass. U. K., 1953, vol. 32, N 2, p. 449—476.
- Field J. A. Biology and economic value of the sea mussel *Mytilus edulis*.— Bull. U. S. Bur. Fish., 1923, vol. 38, p. 127—259.
- Jorgensen C. B. Mortality, growth and grazing in pact of a cohort of bivalve larvae *Mytilus edulis* L.— Ophelia, 1981, vol. 20, N 2, p. 185—192.
- Kautsky N. Quantitative studies on gonad cycle, fecundity, reproductive output and recruitment in a baltic *Mytilus edulis* population.— Mar. biol., 1974, vol. 68, N 2, p. 143—160.
- Lubet P. Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gametes chez les *Mytilus edulis* et les *Pectenides* (Mollusques bivalves).— Rev. Trav. ins. Pech. marit., 1959, vol. 13, N 4, p. 389—547.
- Maas Geesteranus R. A. ON the formation of banks by *Mytilus edulis* L.— Arch. neerl. zool., vol. 6, p. 283—325.

КАЛЬМАР-СТРЕЛКА В БЕЛОМ МОРЕ

К. Н. Несис

Институт океанологии АН СССР, Москва

Головоногие моллюски в Белом море обычно отсутствуют. Встречающиеся в Баренцевом море виды кальмаров-гонатид, каракатиц-сепиолид и осьминогов-октоподид относительно глубоководны и не способны преодолеть мелководья Горла Белого моря и подходов к нему (Дерюгин, 1928). Тем не менее, известны случаи поимки в Белом море кальмара-стрелки (*Todarodes sagittatus*) — крупного нектонного кальмара, который время от времени огромными массами заходит из северо-восточной Атлантики в Норвежское и Баренцево моря и в эти периоды служит важным объектом промысла. Несомненно, заходы кальмара-стрелки в Белое море — явление редкое, но, возможно, не настолько, как кажется. Цель настоящей статьи — обратить внимание на возможность появления кальмара-стрелки в Белом море и дать сведения о его внешнем облике и биологии.

КЛАСС CEPHALOPODA, ОТРЯД TEUTHIDA, ПОДОТРЯД OEGOPSIDA

Семейство Ommastrephidae

Todarodes sagittatus (Lamarck, 1799) — кальмар-стрелка

Синонимы: *Loligo sagittata* Lamarck, 1799; *L. todarus* Rafinesque, 1814; *Ommatostrephes sagittatus* и *O. todarus*; *Ommastrephes sagittatus* и *O. todarus*; *Todarodes sagittatus sagittatus*.

Основные описания: Pfeffer, 1912: 439—451, Taf. 32—33; Кондаков, 1948: 450, табл. CXV, 2; Jaesckel, 1958: 600—602, fig. 65—66; Muus, 1959: 188—191, fig. 98; Акимушкин, 1963: 199; Зуев, Несис, 1971: 172—177, рис. 39; Несис, 1982: 228, рис. 59 p—c; Roper et al., 1984: 169—170, figs.

Основные сведения по биологии: Jaesckel, 1958; Акимушкин, 1963; Зуев, Несис, 1971; Roper et al. 1984; Wiborg, 1972, 1984; Wiborg, Beck, 1984; Wiborg et al. 1981, 1982.

Внешняя морфология. Мантия мускулистая. Плавник крупный, сердцевидный, сзади оттянут в короткий хвостик, длина плавника около половины длины мантии. Шея с 3 парами коротких

продольных складок. Вороночная ямка с фовеолой (отделенная поперечной кожной складкой передняя часть ямки), несущей десяток продольных кожных складочек; боковых кожных кармашков нет. Руки с двумя рядами присосок, без крючьев. Щупальца вдвое длиннее рук. Булава щупальца длинная и широкая, несущая присоски часть занимает $3/4$ — $5/6$ длины щупальца. Щупальца вооружены только присосками. В средней части булав 14—15 поперечных рядов присосок, в каждом ряду 4 присоски — 2 средние крупные, 2 краевые мелкие. В карпальной части булав 10—12 пар мелких присосок. Фиксаторный аппарат щупалец без поперечных гребней и бугорков-кнопок. Вороночный хрящ треугольный, с характерной выемкой в виде перевернутой буквы Т, мантийный хрящ с двумя гребнями, вместе напоминающими математический знак перпендикуляра. Фотофоров нет. Для спаривания видоизменяется правая (редко левая) брюшная рука, измененная часть занимает 40—50% длины руки.

Длина мантии до 60—65 см, обычно до 40—50 см; общая длина до 1 м, обычно до 70—80 см, вес до 3—4 кг. Предельные размеры (по старым данным): длина мантии 75 см, общая длина 1,5 м, вес 15 кг. Беломорские экземпляры средних размеров: длина мантии 30—40 см, общая длина 60—70 см.

· Массовый стайный вид. Встречается у поверхности, в толще воды и у дна на глубинах до 2500 м, чаще всего на материковом склоне на глубинах 400—800 м. Молодь часто встречается в открытом море вдали от берегов, взрослые особи держатся по преимуществу на склоне. На шельфе редок, но в период нагула может громадными массами подходить к берегам и заходить в заливы и губы. Распространен в Северной (преимущественно северо-восточной) Атлантике, прилегающих водах и Средиземном море; во время нагула заходит в Северное, Норвежское, в отдельные годы в Баренцево, изредка в Белое и Карское моря. Северная граница нагульного ареала: Исландия — Ян-Майен — центральная часть Баренцева моря. На западе распространен до подводных гор Кельвин (южнее Новой Шотландии) и Бермудских островов, на востоке до Эгейского и восточной части Средиземного моря, на юге до Гвинеи (Зуев и др., 1976; Корзун и др., 1979)

Размножение происходит у дна или в придонном слое воды на склоне в Северной Атлантике южнее Фареро-Исландского и Фареро-Шотландского порогов и в Средиземном море. Имеются две нерестовых группировки (по крайней мере, в Атлантике): весенне-летняя и осенне-зимняя. Первая нерестует в апреле—июле, вторая в сентябре—ноябре, возможно до января. Кроме того, различаются оседлые и мигрирующие группировки. Кальмары южных популяций — Средиземное море, северо-западная Африка, острова и подводные горы Северной Атлантики — не совершают значительных миграций, за исключением сезонных перемещений на относительно малые глубины и обратно. Кальмары этих популяций относительно мелкие и быстро созревают: самцы при длине мантии 20—30 см,

самки 30—35 см, в возрасте около 1 года; соотношение полов близко к равному. Кальмары северных популяций, размножающиеся предположительно в районах подводных возвышенностей Роколл и Поркьюпайн, в Бискайском заливе и у Ирландии, совершают протяженные нагульные и нерестовые миграции. Именно они достигают Исландии, Ян-Майена, Нордкапа, Баренцева и Белого морей. Они созревают поздно: самцы при длине мантии 35—40 см, самки предположительно 45—55 см, в возрасте около 2 лет. Имеются, правда, данные в пользу предположения о годичном жизненном цикле и северных кальмаров (Шимко, 1984; Rosenberg et al., 1980; Wiborg, Beck, 1984). Соотношение полов в районах нагула резко сдвинуто в сторону самок — 10:1—100:1, лишь после отхода основной массы кальмаров из прибрежных районов оно может снижаться до 5:1—3:1 и даже 2:1, так как самки отходят первыми. На юге соотношение полов сдвигается в сторону равного, так как значительная часть самцов не участвует в миграции.

Конечности самок относительно длиннее, чем у самцов, кожа мантии и головы гораздо прочнее (у самцов, пойманных тралом, всегда облезлый вид из-за ободранной кожи). Мышечная стенка мантии у самцов толстая, плотная, у зрелых самок более тонкая. Самцы хорошо отличаются по гектокотилизированной руке. В среднем они всегда мельче самок, обычно на 3—5 см (по длине мантии), что обусловлено разницей в скорости созревания, которое длится у самцов около месяца, у самок около полугода. Спаривание происходит в положении «голова к голове». Самцы часто спариваются с еще незрелыми самками. Самец гектокотилизированной рукой размещает сперматофоры кольцом вокруг рта самки, сперма содержится в специальных семяприемниках на буккальной (ротовой) мембране, где в жизнеспособном состоянии может храниться до 3 месяцев. Сперматофоры крупные — длина около 5 см. Диаметр зрелых яиц у самок южных популяций 1,0—1,2 мм, северных и средиземноморских — 2,0—2,4 мм. Плодовитость крупной самки предположительно до 100000 яиц. Кладка не известна, но у близких видов имеет форму шара размером с футбольный мяч или даже еще крупнее (до полуметра) и состоит из слизи, в которой взвешены яйца; плотность кладки равна плотности воды. Слизь выделяется яйцеводными и нидментальными железами — первые дают внутренний слой легкой слизи, вторые — крупные (до 1/4 длины мантии) — дают наружный слой плотной и очень липкой слизи.

Развитие с пелагической личиночной стадией. Личинка-ринхотейтис, имеет хоботок из сросшихся вместе щупалец; в конце личиночной стадии хоботок расщепляется, начиная с основания, и щупальца обособляются. Длина мантии личинок при вылуплении около 1 мм, при обособлении щупалец 8—10 мм.

Личинка после вылупления всплывает в верхние слои воды, питается мелким зоопланктоном. Молодые кальмары первые месяцы жизни приводят в эпипелагиали, совершая суточные вертикальные миграции. Достигнув длины мантии около 20 см, они опускаются в

придонные слои воды. Примерно в этот период — длина мантии 15—20 см — начинаются нагульные миграции.

В далеких миграциях в Норвежское и Баренцево моря участвуют, по-видимому, кальмары и весенней, и осенней группировок, но преимущественно самки второго года жизни. Интенсивность подходов резко варьирует по годам; в общем более интенсивные подходы отмечаются в периоды похолодания вод Норвежского и Баренцева морей (Бойцов, 1984). Интенсивность подходов, однако, определяется мощностью поколений, формирующихся в Атлантике. Обычно кальмары подходят к берегам 2—3 года подряд, а затем на несколько лет исчезают. Эти пустые промежутки тем дольше, чем дальше расположен район подходов от Атлантики: в Норвегии они не превышают нескольких лет, на Мурмане достигают десятилетия или больше. Наиболее интенсивные подходы кальмаров к северной Норвегии и Мурману наблюдались в 1884—1885, 1891, 1930—1931, 1937—1938, 1949, 1958, 1962, 1965 и 1978—1982 гг. Из них в Баренцевом море наиболее интенсивными были подходы 1937—1938, 1965 и 1980—1981 гг. В Белом море кальмаров отмечали дважды с перерывом в 96 лет: в 1884 г. они заходили в Сорокскую, а в 1980 г. — в Двинскую губу.

Летом 1884 г. в Сорокскую губу «забрали», по выражению С. М. Герценштейна (1885), два кальмара, один из которых хранится в Зоологическом музее АН СССР. Его общая длина со щупальцами 62 см (Герценштейн, 1885). В октябре 1980 г. кальмар попался в ставник на Летнем берегу у Пертоминска на глубине 3 м. Его общая длина 67 см, вес 1,2 кг (Кобелев, 1981). Каких-либо биологических и гидрологических данных в указанных сообщениях не содержится. Несомненно, кальмары заходили в Белое море и в другие годы, но оказывались не замеченными, поскольку тралового и крючьевого лова в Белом море нет.

Подходы кальмаров начинаются на юге Северного моря весной (март—май), на юге Норвежского моря в июле—августе, иногда в июне. Но основное время подходов — зима. Кальмары следуют на север вдоль свала глубин и заполняют прибрежные воды. К сентябрю—октябрю они появляются у северной Норвегии и входят в Баренцево море. Максимальное количество кальмаров в прибрежной зоне отмечается обычно в ноябре. Все они неполовозрелые. В декабре количество отходящих кальмаров уже превышает количество подходящих. К январю у берегов остаются лишь небольшие стаи, в которых повышена доля самцов. Крупные самки первыми подходят к берегам и первыми отходят обратно. Воды северной Норвегии последние кальмары покидают обычно в марте. Средние размеры кальмаров в Баренцевом море: длина мантии 30—40 см, вес около 1 кг (Беренбойм, Серебров, 1982). Завершив нагул, кальмары уходят на запад и юго-запад в сторону Атлантики. Они идут тоже вдоль свала глубин и созревают по мере продвижения на юг.

Молодые кальмары питаются макропланктоном (эвфаузииды, гиперииды) и мелкой рыбой. По мере роста они переходят на пита-

ние более крупной рыбой и кальмарами, в том числе своего же вида, а макропланктон занимает подчиненное положение. На свале глубин кальмары едят светящихся анчоусов, мавроликов, морских окуней, разнообразных тресковых (путассу, сайду и др.), серебрянку, иногда — сельдь, шпрота, сарганов и пр. К берегам они подходят в погоне за мелкой стайной рыбой, обычно сельдью, мойвой и песчанкой. Рыба занимает в их питании около 90%, остальное приходится на креветок, кальмаров и макропланктон. Зимой, когда на севере полярная ночь, кальмары не совершают суточных вертикальных миграций, держатся в поверхностных слоях воды до глубины 50 м, хотя в небольшом количестве встречаются и глубже. При высокой численности они испытывают в этот период острую нехватку пищи и с жадностью набрасываются на любую добычу, объедают попавшую на яруса и ставные сети рыбу, бросаются на крючки и своих же собратьев, попавших на крючок. Пожирая массу сельди, они наносят большой ущерб рыбакам. В то же время кальмары сами — ценное пищевое сырье, дают продукцию высокого качества, которая пользуется большим спросом в замороженном и консервированном виде. Кроме того, это — наилучшая наживка при ярусном ловле трески и палтуса.

Растут кальмары очень быстро. Прирост длины мантии в период нагула — 4—6 см/мес, в среднем на первом году жизни 3, на втором около 1,5 см/мес. Все кальмары погибают после первого и единственного нереста.

Кальмар-стрелка — эвритермный вид. В Баренцевом море наибольшие скопления отмечались при температуре 4—5°. При отрицательной температуре кальмаров, как правило, не отмечали.

Враги кальмара-стрелки: бутылконос, гринда и другие дельфины, тюлени, иногда кашалоты, кроме того крупные тресковые, меч-рыба, тунцы и другие крупные рыбы. Среди паразитов отмечены личинки цестод, трематод, нематод и инфузории хромидины.

Кальмар-стрелка регулярно добывается в Италии, Испании, Португалии, в годы высокой численности — также в водах Норвегии, Исландии, Фарерских островов. Норвежские уловы в периоды высокой численности колебались от 2—3 до 10—11 тыс, т, но в 1982—1983 гг., согласно рыбопромысловой статистике ФАО, повысились до 18—19 тыс т. Уловы Италии в 1980—1983 гг. составляли 2,9—3,9 тыс. т, Португалии 0,8—1,4 тыс. т, на Фарерских островах в 1981 г. добыто 2,1 тыс. т. В СССР, на Мурмане, кальмара-стрелку стали впервые ловить в 1981 г., вылов, по данным ФАО, составил 2,1 тыс. т. В 1982—1983 гг. массовых подходов кальмара не наблюдалось, вылов упал соответственно до 340 и 50 т. Ловят кальмара-стрелку донными тралами и вертикальными кальмароловными ярусами.

В Белом море этого кальмара можно увидеть (естественно, в годы наиболее мощных подходов) в августе—октябре, наблюдая ночью с борта судна, лежащего в дрейфе с включенным палубным освещением. Поймать кальмаров можно кальмароловной блесной (джиггер, «кальмарница»).

ЛИТЕРАТУРА

- Акимущкин И. И. Головоногие моллюски морей СССР. М., изд-во АН СССР, 1963, 236 с.
- Беренбойм Б. И., Серебров А. М. Промысел креветки и кальмара в Баренцевом море. Рыбн. хоз-во, 1982, № 10, с. 37—38.
- Бойцов В. Д. Океанологические предпосылки подходов кальмара-стрелки к берегам Норвегии и Мурмана. В кн.: Экология биологических ресурсов Северного бассейна и их промысловое использование. Мурманск, Изд. ПИНРО, 1984, с. 12—16.
- Герценштейн С. М. Материалы к фауне Мурманского берега и Белого моря, 1. Моллюски. Тр. СПб о-ва естествоисп., 1885, т. 16, вып. 2, с. 635—814.
- Дерюгин К. М. Фауна Белого моря и условия ее существования.— Исслед. морей СССР, 1928, вып. 7—8, 511 с.
- Зуев Г. В., Несис К. Н. Кальмары (биология и промысел). М., Пищ. пром., 1971. 360 с.
- Зуев Г. В., Несис К. Н., Нигматуллин Ч. М. Распространение родов *Ommastrephes d'Orbigny*, 1835, *Sthenoteuthis Verrill*, 1880 и *Todarodes Steenstrup*, 1880 (Cephalopoda, Oegopsida) в Атлантическом океане.— Бюл. МОИП, отд. биол., 1976, т. 81, вып. 4, с. 53—63.
- Кобелев Е. А. Кальмар в Белом море.— Рыбн. хоз-во, 1981, № 4, с. 48.
- Кондаков Н. Н. Класс Cephalopoda — головоногие моллюски.— В кн.: Определитель фауны и флоры северных морей СССР/ред. Н. С. Гаевская. М., Сов. наука, 1948, с. 447—450, 678—679.
- Корзун Ю. В., Несис К. Н., Нигматуллин Ч. М., Остапенко А. А., Пинчуков М. А. Новые данные о распространении кальмаров сем. Ommastrephidae в Мировом океане.— Океанология, 1979, т. 19, вып. 4, с. 729—733.
- Несис К. Н. Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. М., Легкая и пищ. пром., 1982. 360 с.
- Шимко Б. П. Методические рекомендации по определению возраста головоногих моллюсков северо-восточной Атлантики. Мурманск, изд. ПИНРО, 1984. 24 с.
- Jaeckel S. G. A. Cephalopoden.— In: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, Teil IXb₃, Lief. 37. Leipzig: Geest und Portig, 1958, S. 479—723.
- Muus B. J. Skallus, sotaender, blaeksprutter.— Danmarks Fauna, Kobenhavn, 1959, N 65. 239 p.
- Pfeffer G. Die Cephalopoden der Plankton-Expedition.— Erg. Plankton-Exped. Humboldt-Stiftung, 1912, Bd 2, F a, S. 1—815, Atlas.
- Roper C. F. E., Sweeney M. J., Nauen C. E. Cephalopods of the World. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries.— FAO Fish. Synopsis, N 125, vol. 3, 1984, p. 1—277.
- Rosenberg A. A., Wiborg K. F., Beck I. M. Growth of *Todarodes sagittatus* (Lamarck) (Cephalopoda, Ommastrephidae) from the north-east Atlantic based on counts of statolith growth rings.— Sarsia, 1980, N 66, p. 53—57.
- Wiborg K. F. Undersokelser av akkar, *Todarodes sagittatus* (Lamarck) i norske og nordatlantiske farvann i 1970—1972.— Fisken og Havet, 1972, N 3, p. 5—14.
- Wiborg K. F., Undersokelser av akkar i arene 1970—1984.— Fisken og Havet, 1984, N 5, p. 1—18.
- Wiborg K. F., Beck I. M. Akkar (*Todarodes sagittatus* (Lamarck)). Undersokelser i norske kyst- og bankfarvann i juli—november 1983.— Fisken og Havet, 1984, N 2, p. 13—23.
- Wiborg K. F. Gjosaeter J. The squid *Todarodes sagittatus* (Lamarck). Distribution and biology in northern waters, April 1980—April 1981.— ICES, C. M. 1981 / K:14, p. 1—23.
- Wiborg K. F. Gjosaeter J., Beck I. M., Fossum P. The squid *Todarodes sagittatus* (Lamarck), distribution and biology in northern waters August 1981—April 1982.— ICES, C. M. 1982/K:30, p. 1—17.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ АДАПТИВНЫХ РЕАКЦИЙ НА СОЛЕННОСТЬ СРЕДЫ У БЕЛОМОРСКИХ *ASTERIAS RUBENS* L.

О. Л. Саранчова

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Морская звезда *Asterias rubens* L.— хищник, наносящий существенный урон мидиевым поселениям, в том числе и искусственным (Саранчова, Кулаковский, 1985). Известно, что морская звезда менее эвригалинна, чем мидия, и поэтому одним из перспективных методов борьбы с этим хищником может оказаться помещение искусственных субстратов в пресную воду на некоторое время. Подобная технология должна быть основана на знании реакций морской звезды на изменение солености среды в том или ином биотопе, поскольку степень эвригалинности *Asterias rubens* значительно меняется в пределах ареала (Милейковский, 1968, 1981; Binyon, 1961; Schlieper, 1957).

В настоящей работе рассматриваются онтогенетические изменения адаптивных реакций на соленость среды у беломорских *Asterias rubens* L.

Материал и методика

Исследовалась выживаемость и двигательная активность в воде разной солености гамет и отдельных онтогенетических стадий *A. rubens*: сперматозоидов, яйцеклеток в процессе оплодотворения, дробящихся яиц на стадии 32 бластомеров, личинок в возрасте 2—3 суток от момента оплодотворения, бипиннарий (возраст 10 суток), брахиолярий и молодых звезд (возраст 1 год) — всего 7 групп. Опыты проводились в июле—октябре 1985 г на Беломорской биостанции Зоологического института АН СССР (мыс Картеш) при постоянной температуре (12° С) и освещенности.

Двигательная активность сперматозоидов оценивалась числом движущихся клеток в поле зрения микроскопа при увеличении 120X, яйцеклеток и зародышей — в поле зрения бинокля при увеличении 8X. Количество живых гамет и личинок в среде разной солености приведено в процентах от такового в контроле (24—26‰).

Двигательная активность личинок возраста 2—3 суток определялась по скорости их вращения вокруг своей оси. Брахиолярии,

в отличие от всех прочих стадий, полученных в лаборатории, собраны из планктона бухты Круглая (губа Чупа, Кандалакшский залив).

Пользуясь случаем, хотелось бы поблагодарить В. Я. Бергера и М. Ф. Осповата за ценные консультации, а также Е. П. Макаренкову и А. В. Гудкова — за выполнение фотографий.

Результаты и обсуждение

Сперматозоиды Стопроцентная выживаемость сперматозоидов отмечена при изменении солености в пределах 10—36‰ (рис. 1, а). При солености 38 и особенно 5‰ их двигательная активность заметно угнеталась, часть гамет гибла, но лишь в воде соленостью 40‰ и пресной наступала гибель всех гамет. Аналогичные данные были получены В. В. Хлебовичем и В. В. Луканиным (1967), отмечавшими, что резкий перегиб кривой, характеризующий выживаемость сперматозоидов *A. rubens*, как и целого ряда других пойкилоосмотических видов, приходится на значения 6—8‰ — «зону критической солености» (Хлебович, 1974).

Оплодотворение яйцеклеток и эмбриональное развитие По нашим данным, оплодотворение яйцеклеток и нормальное развитие личинок (до стадии гастролы) происходит в среде соленостью 20—28‰. При солености 24—26‰ количество оплодотворенных яйцеклеток максимально, при солености 20 и 28‰ — уменьшается (рис. 2, б). При солености 16‰ и ниже, а также 34‰ и выше оплодотворение не происходит, причем у яиц отчетливо видны дефекты оболочки и ядра. При солености 32‰ лишь единичные клетки оплодотворяются и развиваются только до стадии 4 blastomeres. При солености 18 и 30‰ у небольшой части яиц (20%) развитие до стадии 16 blastomeres происходит с задержкой (рис. 2, а, б).

При солености 18—24‰ развитие яиц происходит от стадии 32 blastomeres до стадии гастролы (рис. 3, б). При этом отчетливо видны формирующиеся целомические мешки. Прекращение развития яиц и их гибель наблюдается при соленостях 10, 36, 38‰ (рис. 3, а). При соленостях 12—20‰ и 30—34‰ 80% дробящихся яиц развивается до стадии бластулы и гибнет в течение первых суток.

Так как зародыши морских звезд освобождаются от яйцевой оболочки на стадии бластулы или гастролы, то органогенез начинается у них уже в постэмбриональный период развития (Иванова-Казас, 1978). Выход бластулы из яйцевой оболочки и начало гастрюляции происходит в контроле у 100% зародышей через сутки после оплодотворения. При пониженной солености этот процесс задерживается на сутки. Так, через 2 суток после оплодотворения выход из оболочки совершался при солености 14‰ — у 20%, а при солености 16‰ — у 50% бластул. Через 3 суток все зародыши при 14 и 16‰ погибли. Вероятно, яйцевая оболочка изолирует яйцо и предохраняет его от действия низкой солености.

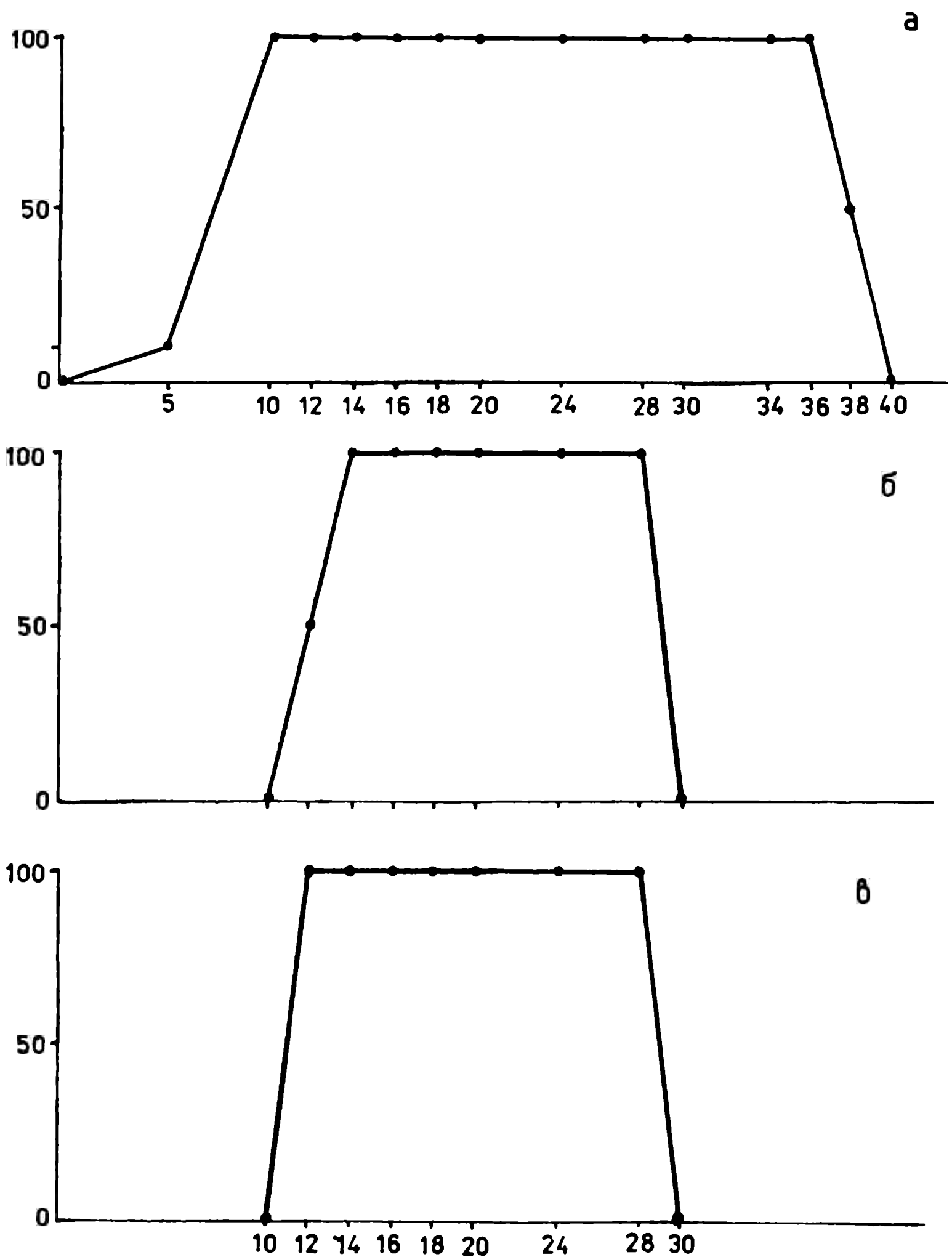


Рис. 1. Выживаемость сперматозоидов (а), бипиннарий (б) и брахиолярий (в) при разной солености.

По оси абсцисс по оси ординат выживаемость, % от контроля Экспозиция.
а 3 сут б, в 5 сут

Личинки в возрасте 2—3 суток Их размер достигал 170 мкм. Вполне сформированные личинки имели хорошо заметные гастральное впячивание и мезенхимные клетки (рис. 4, *вклейка*) Их движение носит как поступательный, так и вращательный характер. В среде соленостью 16‰ в течение всего опыта движение личинок замедлено по сравнению с контролем (рис. 5). При солености 18‰ наблюдается аналогичное угнетение движения, но к концу опыта скорость движения личинок возрастает и даже превышает та-

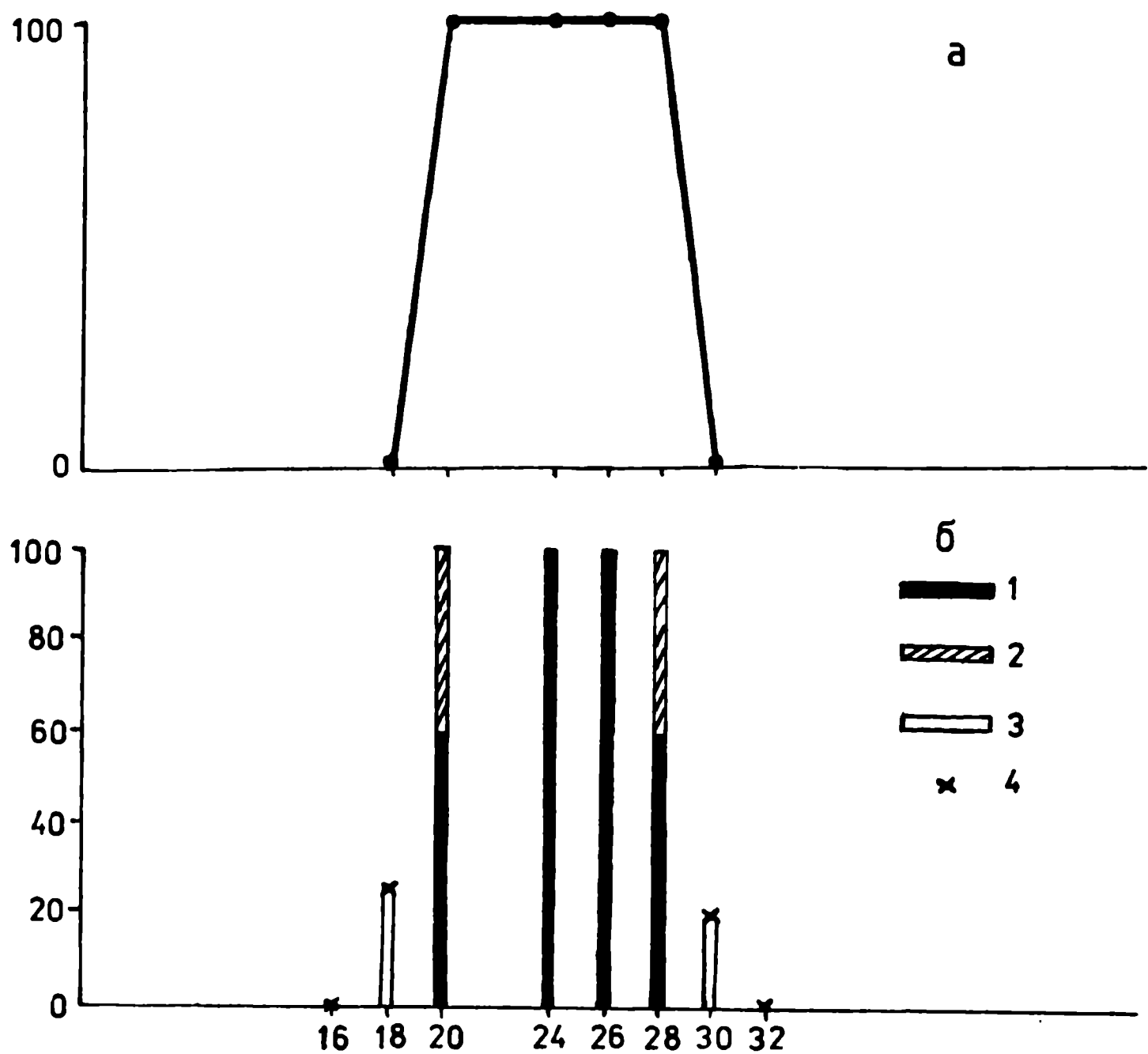


Рис. 2. Развитие яиц морской звезды, оплодотворяемых при разной солености (экспозиция 2 суток).

По оси абсцисс — соленость, по оси ординат — выживаемость личинок, % от контроля. 1 — гастрюла, 2 — бласту, 3 — 16 бластомеров, 4 — гибель личинок.

ковую в контроле. 50% личинок гибнет при солености 28‰ к концу опыта, 90% личинок — при солености 30‰. Те личинки, которые не погибли при этих соленостях, практически неподвижны.

Бипиннарии Бипиннарии морской звезды в возрасте 10 суток достигали 320—370 мкм в длину, имели хорошо различимые отделы тела и развитый кишечник (рис. 6, *вклейка*). В среде соленостью 14—28‰ они жили в опыте до 10 суток (рис. 1, б). При солености 10‰ все личинки гибли в течение первых суток, при солености 12‰ — между 5 и 10 сутками, в то время как при солености 30‰ и выше все личинки гибли меньше, чем за 2 ч.

Брахиолярии Их длина составляла 2.2—3.0 мм. В течение 5 суток в среде соленостью 12—28‰ личинки плавали, причем в среде соленостью 18—28‰ многие личинки (до 50%) совершили метаморфоз, превратившись в звезд. При солености 14—16‰ их движение замедлялось незначительно, почти не отличаясь от движения контрольных. При солености 12‰ движение личинок замедлялось заметнее. При солености 10‰ личинки гибли в течение первых суток, а при солености 30‰ и выше — в течение 2 ч (рис. 1, в).

Молодые звезды Годовалые звезды в течение 3 недель содержались в аквариумах. В течение 1-й недели 100% животных

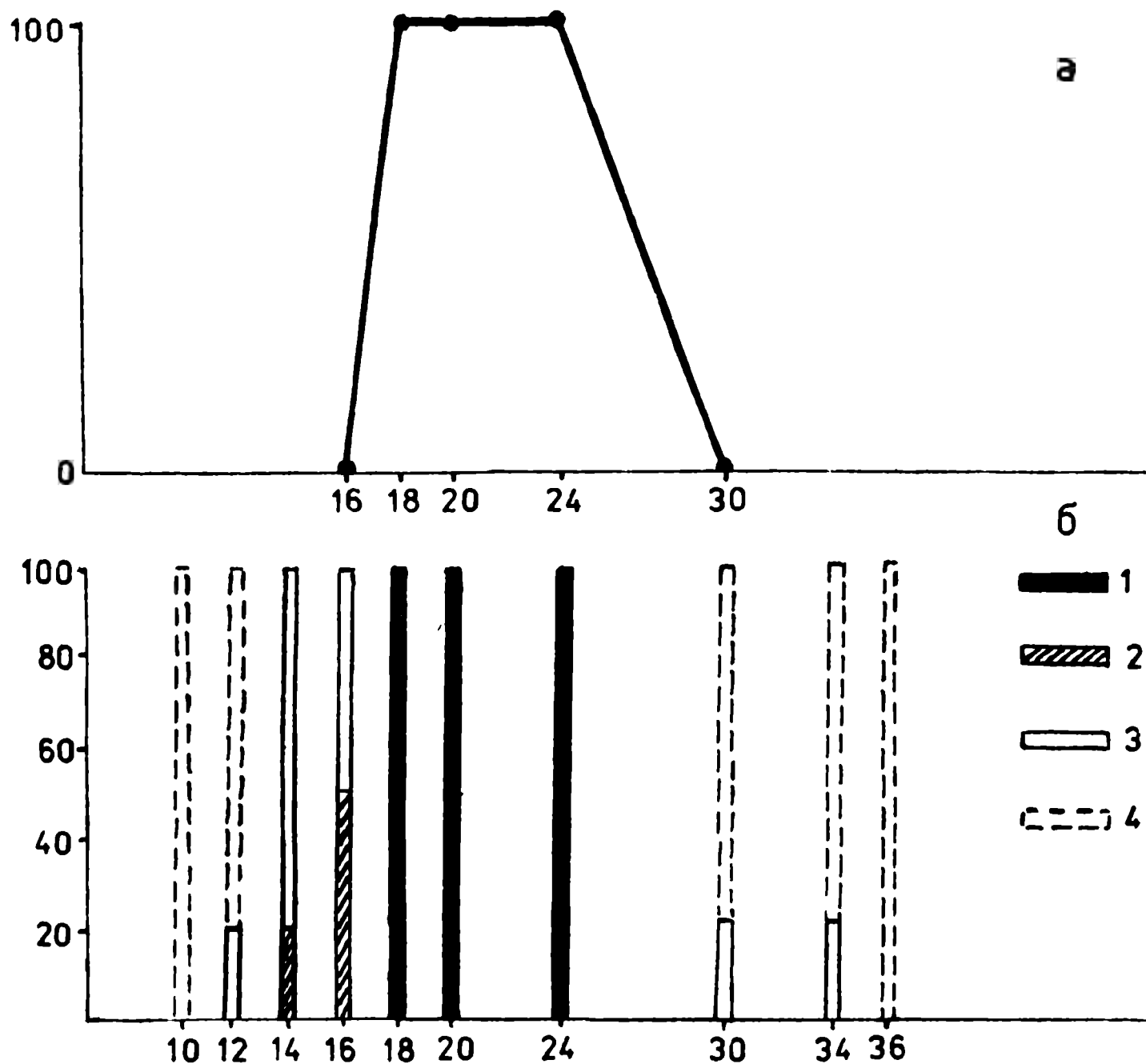


Рис. 3. Развитие зародышей от стадии 32 бластомеров при разной солености (экспозиция 4 суток).

и б как на рис. 2 1 — личинки, образующиеся целомически; начало гаструляции, 2 — бласту, 3 — 32 бластомера

выживало в диапазоне солености с нижним пределом 14‰ и верхним 36‰. При солености 12 и 38‰ все животные гибнут в течение 3—4 суток. При солености 36‰ за срок от 1 до 3 недель опыта погибло 30% животных, при солености 34‰ — 20%. При этих соленостях, так же, как и при соленостях 14, 16, 18‰, звезды практически не питаются и не растут, их жизнедеятельность угнетена. Так, например, при соленостях 16, 18 и 34‰ звезды в конце опыта съедают лишь единичные экземпляры мидий. В диапазоне солености от 20 до 32‰ звезды питаются и растут, их жизнедеятельность не нарушена. Каких-либо достоверных различий в их росте, связанных с различиями в солености, мы не обнаружили:

Соленость, ‰	20	24	28	30	32
Прирост, мм	30.0 ± 3.0	15.4 ± 3.3	7.5 ± 5.2	11.1 ± 2.8	19.6 ± 4.3
Процент от исходного	3.0	3.3	5.2	2.8	4.3

Результаты выполненных экспериментов в целом подтверждают и существенно дополняют данные, полученные нами раньше (Саранчова, Кулаковский, 1982, 1985). В этих опытах выявлено, что предел устойчивости личинок звезды к повышению солености оказался несколько ниже, чем мы предполагали раньше, и составляет 28‰,

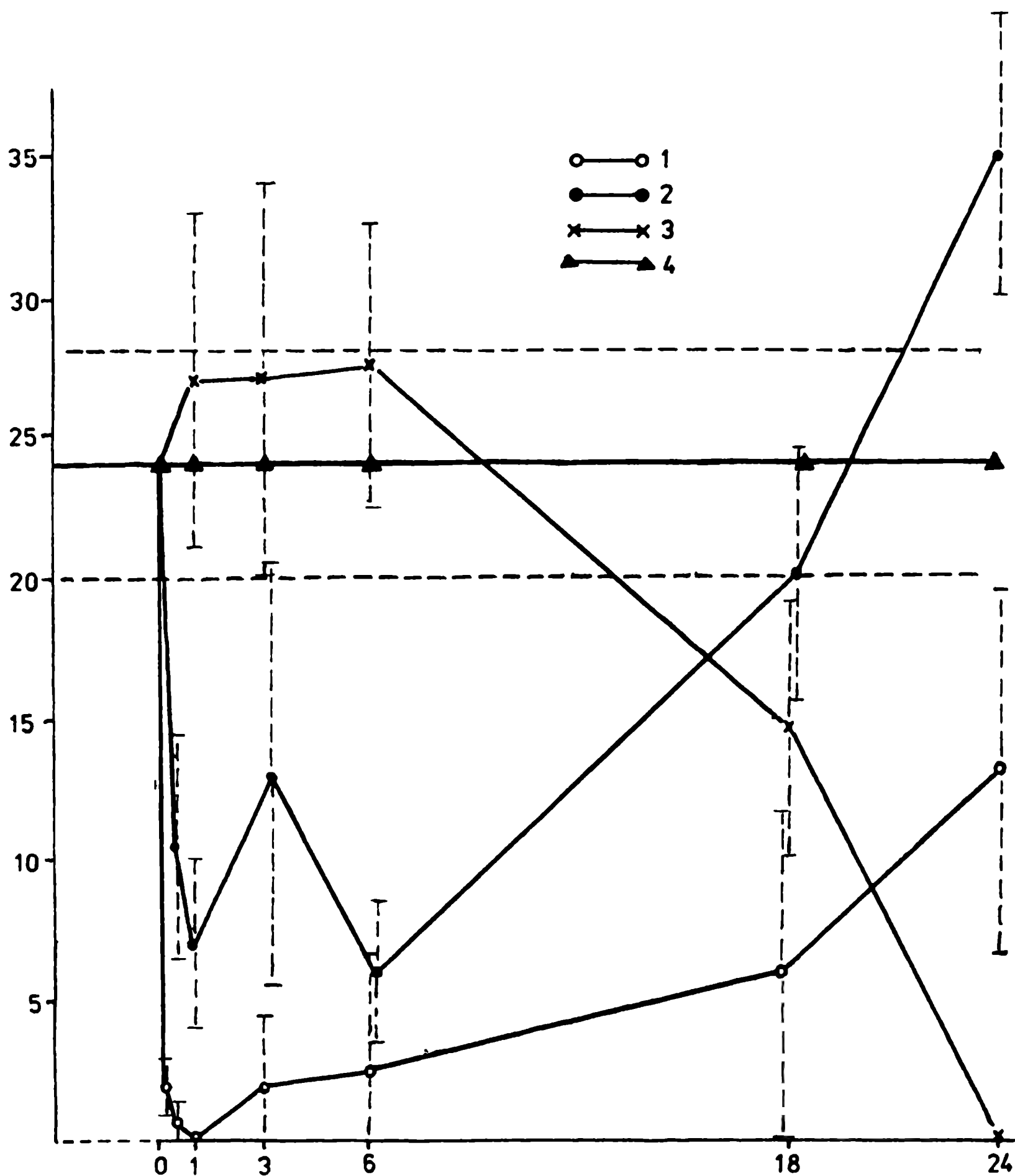


Рис. Двигательная активность 2-дневных личинок в среде разной солености (экспозиция 1 сутки).

По оси абсцисс — время, по оси ординат — скорость вращения об./мин. 1 — 16‰, 2 — 18‰.

а предел повышения солености, до которого жизнедеятельность годовалых звезд не угнетается, равен 32‰ вместо 35‰.

Сравнив отношение к солености гамет и некоторых онтогенетических стадий *A. rubens*, можно утверждать, что эвригалинность убывает в следующем ряду: сперматозоиды — годовалые звезды — брахиолярии — бипиннарии — двухдневные личинки и зародыши на стадии 32 бластомеров — процесс оплодотворения (рис. 7). При этом диапазоны 100% выживаемости сперматозоидов и годовалых звезд сходны (10—36‰ и 16—34‰ соответственно) и заметно шире диапазонов прочих стадий жизненного цикла (особенно в сторону повышения солености).

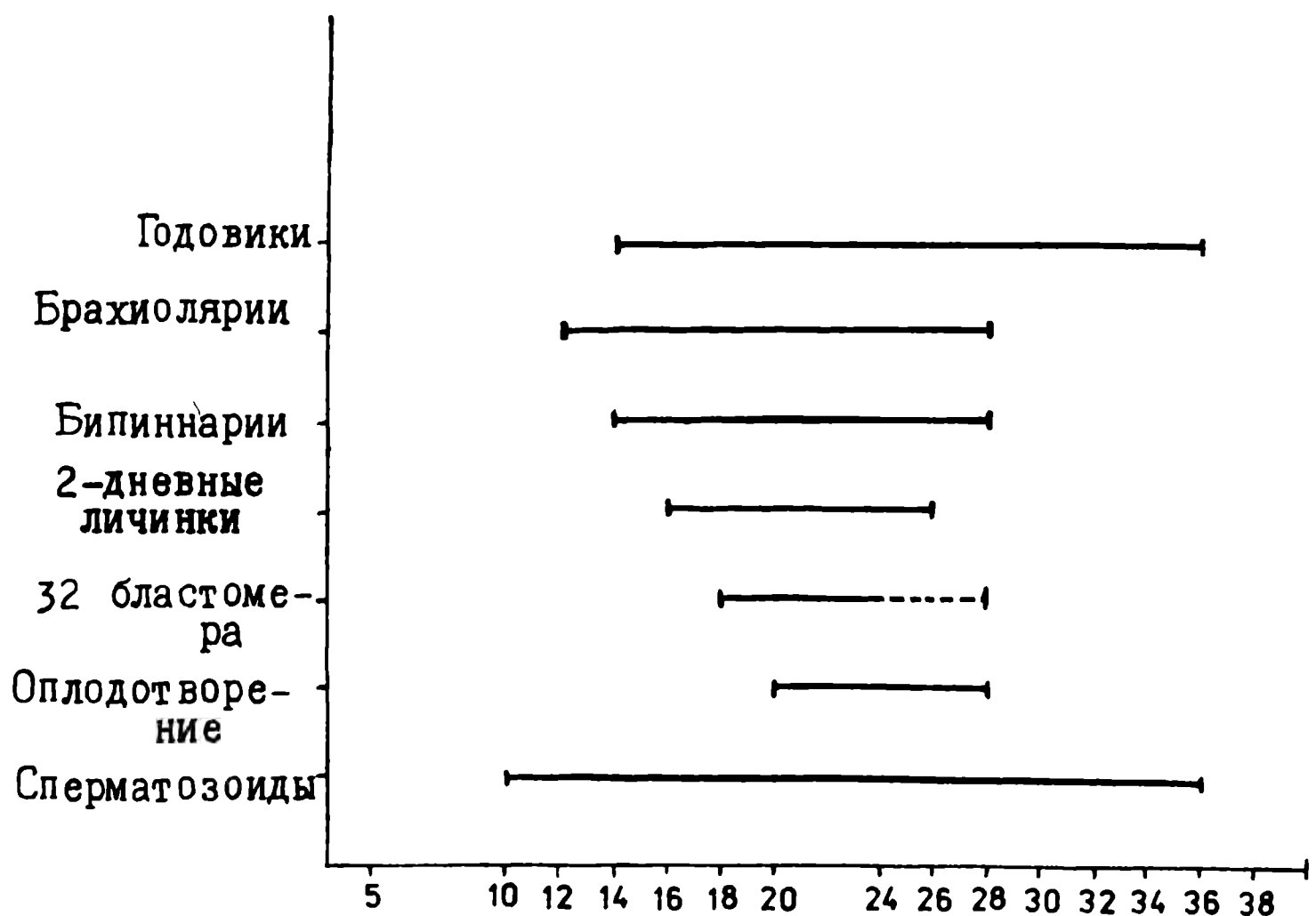


Рис. 7. Выживаемость (100%) морской звезды на разных стадиях развития в зависимости от солености (экспозиция 2--5 суток)

По оси ординат — стадия развития. Пунктир — наблюдений.

Вероятно, на примере сперматозоидов мы имеем дело с наиболее полным проявлением адаптационных способностей клеток морской звезды. У взрослых звезд, как и у личинок, ввиду отсутствия осморегуляторных органов собственно осморегуляция на уровне организма также отсутствует. Это типичные осмоконформеры. Но им, вероятно, присущи поведенческие реакции, снижающие действие экстемальной солености, если нельзя избежать его совсем. Так, например, их питание и движение может замедляться или полностью прекращаться, способствуя уменьшению скорости проникновения воды и солей в ткани.

Данные сравнения отношения к солености гамет и всех исследованных стадий развития частично согласуются с известным экологическим правилом Пелзенера — Шелфорда об увеличении эврибионтности в онтогенезе, свойственном многим организмам (Хлебович, 1977; Kinne, 1971). Это касается расширения диапазона 100% выживаемости по мере развития зародыша от наиболее уязвимой точки жизненного цикла — процесса оплодотворения — до взрослой звезды. Сперматозоиды занимают особое место. Вместе с тем, наблюдается не просто расширение диапазона 100% выживаемости, а некоторое его смещение. Так, брахиолярии и часть бипиннарии (50%) выдерживают в опыте (экспозиция 5 суток) опреснение до 12‰, тогда как взрослые звезды — лишь до 14‰. Этот факт представляется нам экологически оправданным. Взрослые звезды находятся на дне, в более стабильных условиях, чем обитающие у поверхности моря бипиннарии и брахиолярии. Аналогичное явление отмечено у *Asterias amurensis*, бипиннарии которой могут жить при солености

13‰ (Sagara, Ino, 1954). В то же время личинки более ранних стадий выдерживают меньшее опреснение (рис. 7). Вероятно, это связано с их приуроченностью к сублиторали, где нерестятся взрослые звезды, избегающие опреснения.

Подобное соответствие степени эвригалинности разных онтогенетических стадий и экологической обстановки отмечено у сцифоидных медуз *Aurelia aurita* (L.) и *Cyanea capillata* (L.) (Луканин, 1973). Как и у морской звезды, наиболее уязвимым звеном жизненного цикла у них оказываются дробящиеся яйцеклетки, а наименее — свободноплавающие личинки из поверхностного слоя моря (планулы).

ЛИТЕРАТУРА

- Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. М., Наука, 1978, 168 с.
- Луканин В. В. Адаптивные реакции беломорских сцифоидных медуз *Aurelia aurita* (L.) и *Cyanea capillata* (L.) на изменение солёности внешней среды. — Автореф. канд. дис., Л., 1973, 16 с.
- Милейковский С. А. Размножение морской звезды *Asterias rubens* L. в Белом, Баренцевом, Норвежском и др. европейских морях. — Океанология, 1968, т. 8, вып. 4, с. 693—704.
- Милейковский С. А. Экология размножения морского бентоса. М. Наука, 1981, 91 с.
- Саранчова О. Л., Кулаковский Э. Е. Влияние солёности среды на разные стадии *Asterias rubens* L. — Биология моря, 1982, № 1, с. 34—39.
- Саранчова О. Л., Кулаковский Э. Е. Экология морской звезды *Asterias rubens* L. в условиях марикультуры мидии. — В кн.: Исследование мидии Белого моря. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР 1985, с. 78—87.
- Хлебович В. В. Критическая солёность биологических процессов. — Наука, 1974, 235 с.
- Хлебович В. В. Осмотические и солёностные отношения в онтогенезе. — В кн.: Внешняя среда и развивающийся организм. М., Наука, 1977, с. 257—292.
- Хлебович В. В., Луканин В. В. Продолжительность жизни сперматозоидов некоторых беломорских беспозвоночных в воде различной солёности и температуры. — ДАН СССР, 1967, т. 176, № 2, с. 460—462.
- Binyon J. Salinity tolerance and permeability to water of the starfish *Asterias rubens* L. — Journ. Marine Biol. Assoc. U. K., 1961, N 1, p. 161—174.
- Kinne O. Salinity — Animals — Invertebrates. — Marine ecology (Environmental Factors) 1971, vol. 1, N 2, p. 820—995.
- Sagara J., Ino T. The optimum temperature and specific gravity for bipinnaria and young of Japanese starfish, *Asterias amurensis* Luthen. — Bull. of the Japan Soc. of Scient. fisheries, 1954, vol. 20, N 8, p. 689—693.
- Schlieper C. Comparative study of *Asterias rubens* L. and *Mytilus edulis* L. from the western Baltic Sea. — L'annee biologique, 1957, Ser. 3, t. 33, fasc. 3/4, p. 117—126.

ДИНАМИКА РАЗМЕРНОЙ СТРУКТУРЫ ПОСЕЛЕНИЙ БЕЛОМОРСКИХ МИДИЙ (*MYTILUS EDULIS* L.)

В. В. Луканин, А. Д. Наумов, В. В. Федяков

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Любые популяции животных и растений испытывают колебания плотности поселения особей и размерно-возрастного состава. Сущность этих явлений остается одной из наиболее сложных проблем современной экологии. Основоположник ее, Ч. Дарвин, писал: «Изобилие или малочисленность данного вида определяются вообще причинами, которые совершенно не поддаются нашей оценке» (Дарвин, 1935, с. 604). Множество выдвинутых гипотез (Максимов, 1984) касается в основном причин колебания численности насекомых, мышевидных грызунов или охотничье-промысловых животных. Причины динамики плотности морских беспозвоночных практически не изучены.

В бентосе Белого моря мидии занимают особое место. Их поселения, обладая высокой плотностью, играют ведущую роль в создании пояса фильтраторов в этом водоеме (Воскресенский, 1939). Занимая довольно обширные участки, мидиевые банки имеют существенное значение в процессах детритообразования и осадконакопления.

Относительно высокая эврибионтность мидий позволяет им заселять весьма разнообразные биотопы вблизи уреза воды, характеризующиеся сезонными, а, подчас, и резкими суточными колебаниями факторов внешней среды. Отдельные поселения мидий в значительной степени различаются по размерно-возрастному составу моллюсков, изучение динамики которого необходимо с разных точек зрения. Во-первых, такие данные нужны для определения продукции, роста, репродуктивной ценности отдельных популяций. Во-вторых, они нужны для решения целого ряда вопросов, связанных с развитием марикультуры и промысла мидий. Наконец, такие данные представляют большую ценность для теоретической демэкологии.

В предлагаемой работе рассматривается структура * поселений беломорских мидий из разных биотопов.

* В дальнейшем под термином «структура» будет пониматься частотное распределение моллюсков определенного размера.

Материал и методика

Материалом для настоящего исследования послужили сборы авторов, полученные в ходе экспедиций Беломорской биостанции Зоологического института АН СССР 1977—1985 гг. Одноразовые наблюдения на мидиевых банках Кандалакшского, Онежского, Двинского, Мезенского заливов и Горла Белого моря проводились с июня по октябрь. В целях более полного описания поселений в пределах каждого из них пробы бентоса брались в нескольких участках.

Динамика размерной структуры изучалась на материалах мониторинга пяти поселений в Кандалакшском заливе: литоральной банки на Иванов-Наволоке (губа Чупа) и сублиторальных поселений в губе Падан, эстуарии р. Умба, а также на северном и южном берегах губы Княжой. Количество проб и время наблюдений приведены в таблице.

На литорали пробы брались рамками различной площади, а в сублиторали — водолазным дночерпателем площадью захвата $1/20 \text{ м}^2$. Мидии измерялись с точностью до 0,1 мм. Выборка моллюсков из того или иного местообитания разбивалась на размерные классы с шагом в 5 мм. В среднем из каждой пробы измерялось по 100 экз. Всего обработано более 500 проб.

Результаты и обсуждение

Типы размерной структуры

Как показали наши наблюдения, все многообразие размерных структур исследованных мидиевых поселений может быть описано четырьмя основными типами, два из которых в большей степени характерны для литоральных банок, а два других — для сублиторальных. Естественно, что структура отдельно взятого поселения может отличаться от любого иного отклонением пика численности в сторону меньших или больших размеров, а также степенью доминирования той или иной размерной группы. Во всех случаях эти отклонения, однако, не затрагивают сущности типичных распределений.

Структура первого типа характерна для поселений, в которых преобладают моллюски самых младших возрастных групп (рис. 1). Такой тип распределения обнаружен в большинстве литоральных поселений с невысокой биомассой. В отдельных случаях он встречается и в сублиторали, где мидии играют второстепенную роль, а доминируют нитчатые водоросли. Подобная структура популяций, напоминающая вогнутую гиперболу, наблюдается у многих видов животных, обладающих высокой плодовитостью при отсутствии заботы о потомстве. Стабильность рассмотренной структуры обеспечивается динамическим равновесием между воспроизводством и элиминацией. Динамика численности таких популяций находится в ос-

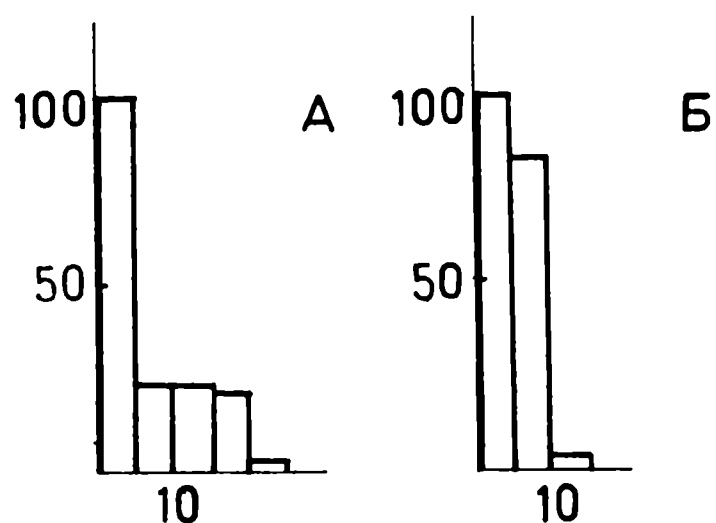


Рис. 1. Размерная структура первого типа.

а — поселение мидий на литорали Седострова (Онежский залив) в августе 1980 г. *б* — поселение мидий в сублиторали (глубина 3 м) в районе дер. Лопшеньга (Двинский залив) в июле 1981 г. По оси абсцисс — длина моллюсков, мм, по оси ординат — плотность поселения, % от плотности поселения модального класса доминирующей по биомассе генерации.

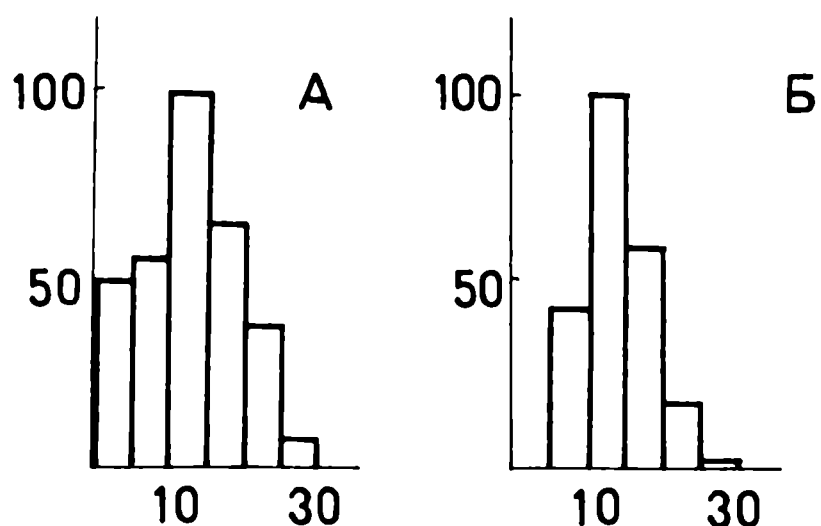


Рис. 2. Размерная структура мидиевых поселений второго типа.

а — поселение на литорали губы Педуниха (Кандалакшский залив) в сентябре 1979 г. *б* — поселение на литорали Большого Соловецкого острова в августе 1981 г. Обозначения как на рис. 1.

новном под контролем абиотических факторов, определяющих элиминацию особей.

Второй тип размерной структуры характерен для поселений, в которых преобладают моллюски размером 5—20 мм (рис. 2). Такой тип распределения отмечен для многих литоральных банок Кандалакшского и Онежского заливов. Размерная структура второго типа наблюдается, если популяция исследуется непосредственно перед появлением молодежи, т. е. тогда, когда большая часть мидий предыдущей генерации подросла и перешла в размерный класс 5—15 мм. Тем самым динамика плотных литоральных поселений обычно носит сезонный характер и проявляется в виде чередования распределений первого и второго типов.

Данный тип размерной структуры может возникнуть и в результате резкого преобладания элиминации над воспроизводством. Кратковременный дисбаланс этих характеристик — достаточно обычное явление для литоральных поселений. Резкое увеличение смертности моллюсков, особенно молодежи, наблюдается, например, при увеличении материкового стока и позднем сходе льда (неблагоприятное влияние опреснения), при сильных штормах (принудительная эмиграция), при позднем становлении льда (воздействие низких температур) и т. п. Смещение равновесия в сторону уменьшения пополнения популяции, сохраняющееся на протяжении нескольких лет, по-видимому, приводит к возникновению структуры третьего типа.

Третий тип размерной структуры характерен для поселений с преобладанием моллюсков старших возрастных групп, размером более 25 мм (рис. 3). Обычно этот тип распределения наблюдается в плотных сублиторальных банках. Очевидно, популяции мидий, как и других малоподвижных животных, не в состоянии более или менее длительное время поддерживать структуру третьего типа, поэтому

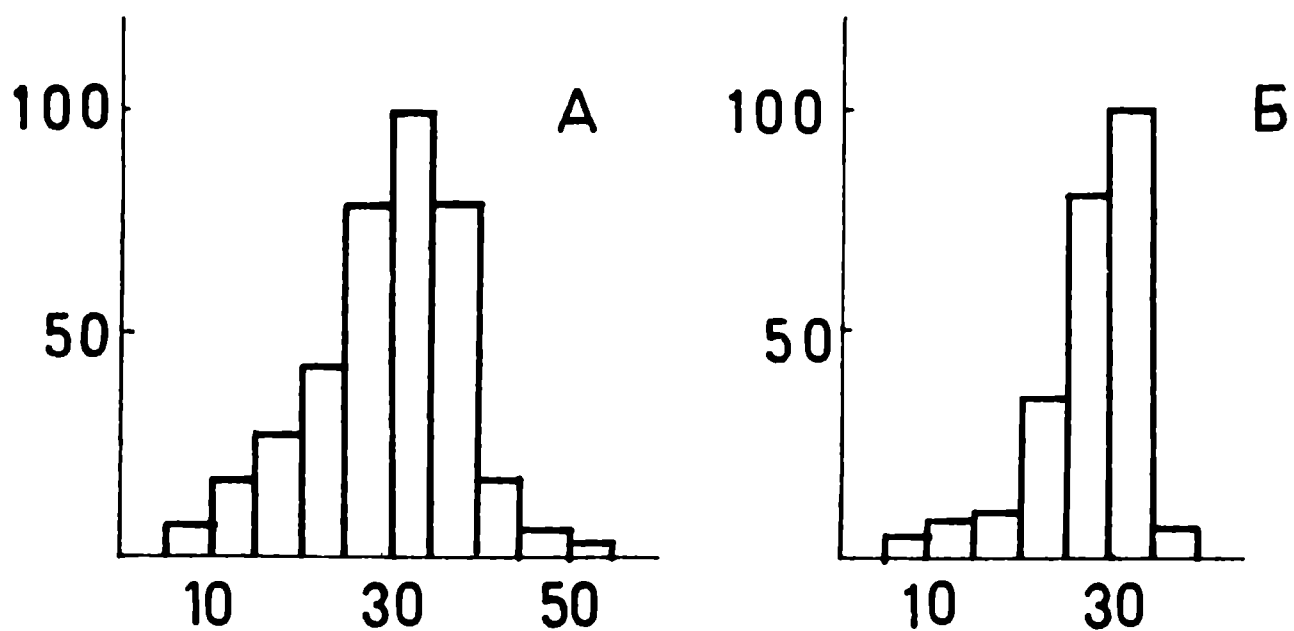


Рис. 3. Размерная структура третьего типа.

а — поселение в сублиторали (глубина 2 м) в губе Малая Пирью (Кандалакшский залив) в сентябре 1979 г., б — поселение в сублиторали (глубина 15 м) Унско" губы (Двинский залив) в и ле 1981 г. Обозначения как на рис. 1

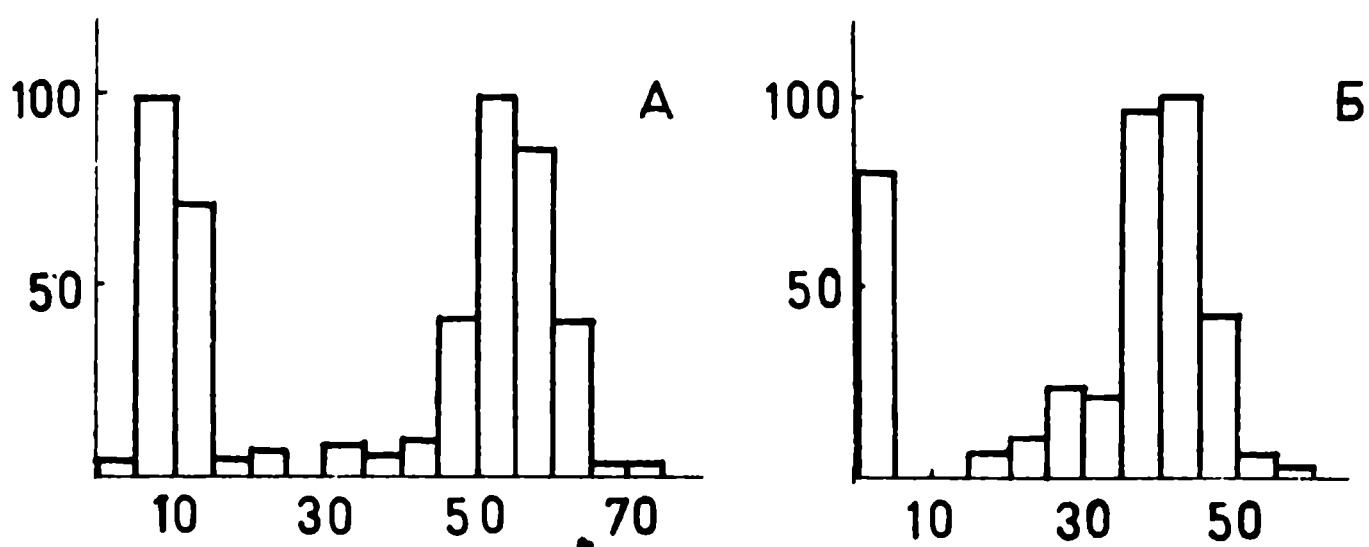


Рис. 4. Размерная структура мидиевых поселений четвертого типа.

а — поселение в сублиторали (глубина 1 м) губы Педуниха (Кандалакшский залив) в сентябре 1979 г. б — поселение в сублиторали (глубина 2 м) в районе р Куя (Двинский залив) в и ле 1981 г. Обозначения как на рис. 1

унимодальные распределения характеризуют лишь одну из стадий развития мидиевых сообществ.

Четвертый тип размерной структуры имеет вид бимодального распределения (рис. 4). Такой тип, как и третий, встречается у сублиторальных поселений, однако из-за оседания молоди в последнем случае, наряду с моллюсками старших возрастных групп, высокую плотность имеют и мидии младших генераций. Судя по нашим данным, и бимодальный характер размерной структуры не является стабильным.

Сезонные и многолетние изменения размерной структуры

Высказанные выше соображения о стабильности и динамике размерной структуры мидиевых банок подтверждаются и результатами проведенного многолетнего экологического мониторинга по развитию исследуемых поселений.

Стабильность литоральных популяций, обладающих первым типом размерной структуры, иллюстрируется многолетними данными, полученными на мидиевой банке на Иванов-Наволоке (рис. 5).

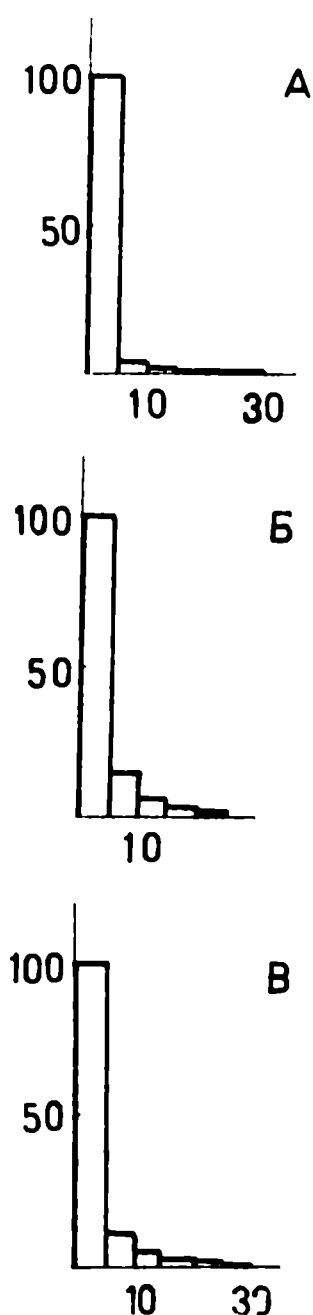


Рис. 5. Многолетняя динамика размерной структуры мидиевого поселения на Иванов-Наволоке.

а — июль 1977 г., б — июнь 1981 г., в — август 1984 г. Обозначения как на рис. 1.

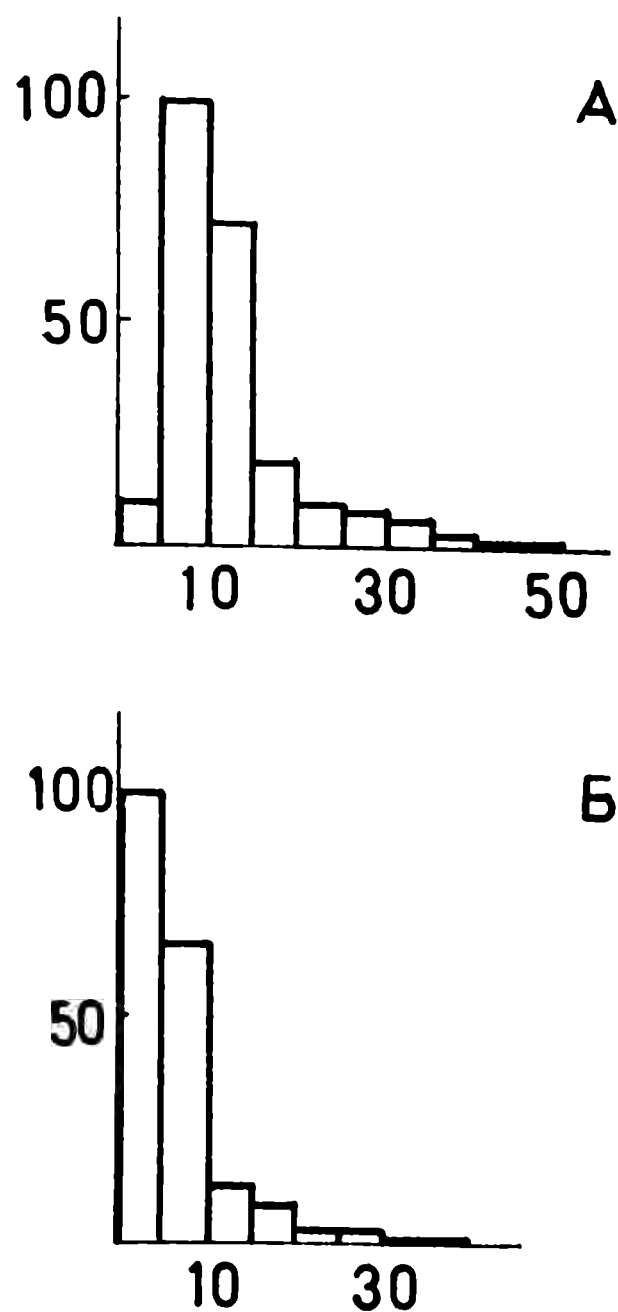


Рис. 6. Сезонная динамика размерной структуры мидиевого поселения на южном берегу губы Княжая.

а — июнь 1982 г. б — август 1982 г. Обозначения как на рис. 1.

Несмотря на различия общей плотности поселения в отдельные годы, распределение размерных групп во всех случаях описывается вогнутой гиперболой.

Тесная взаимосвязь размерной структуры первого и второго типов на протяжении одного сезона показана для поселения верхней сублиторали южного берега эстуария р. Княжая (рис. 6), где условия, благодаря регулярным изменениям температуры и солености, в какой-то степени напоминают литоральные. В июне (рис. 6, а) наиболее многочисленны моллюски размером 5—10 мм. По сути дела, это — особи предыдущего года рождения. В середине августа (рис. 6, б), т. е. после оседания молоди генерации этого года, размерная структура принимает вид, характерный для первого типа. На примере этой же банки удастся проследить и длительный переход от структуры первого типа к таковой второго и далее третьего типов (рис. 7). Толчком к многолетнему изменению структуры банки послужило резкое увеличение пресного стока весной 1982 г., вызвавшее массовую гибель *Balanus crenatus* — основного в данном месте субстрата для оседания молоди (Луканин и др., 1985).

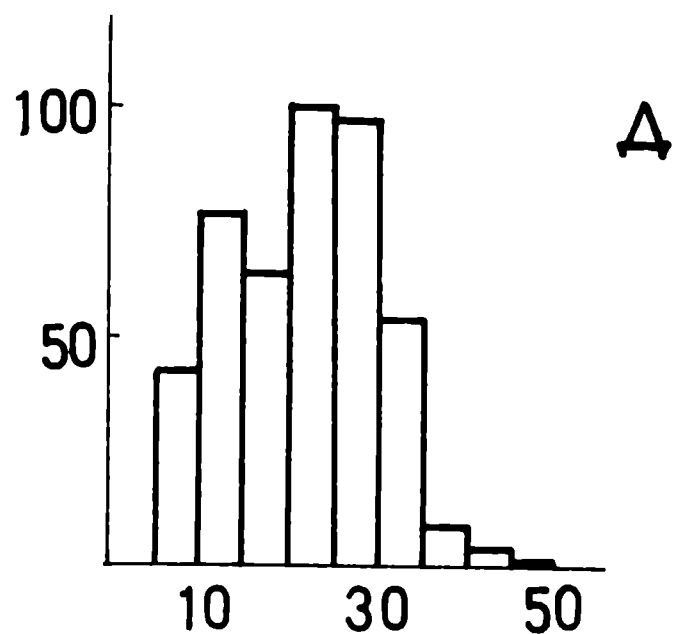
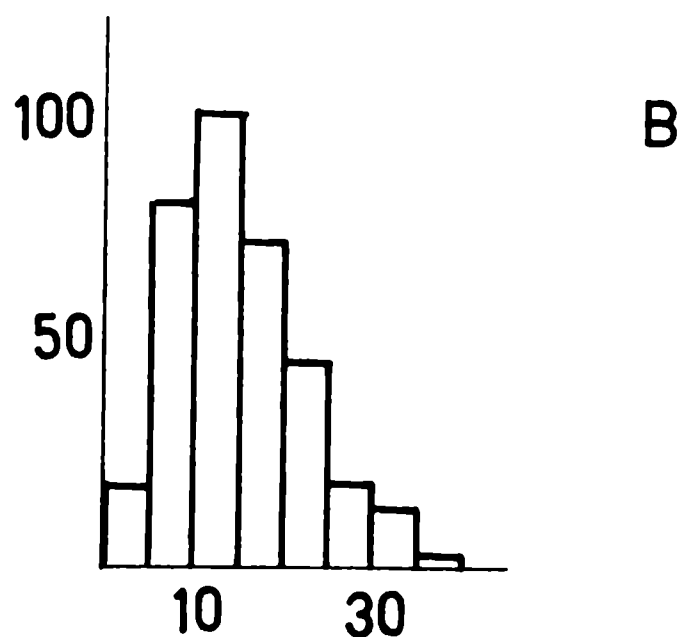
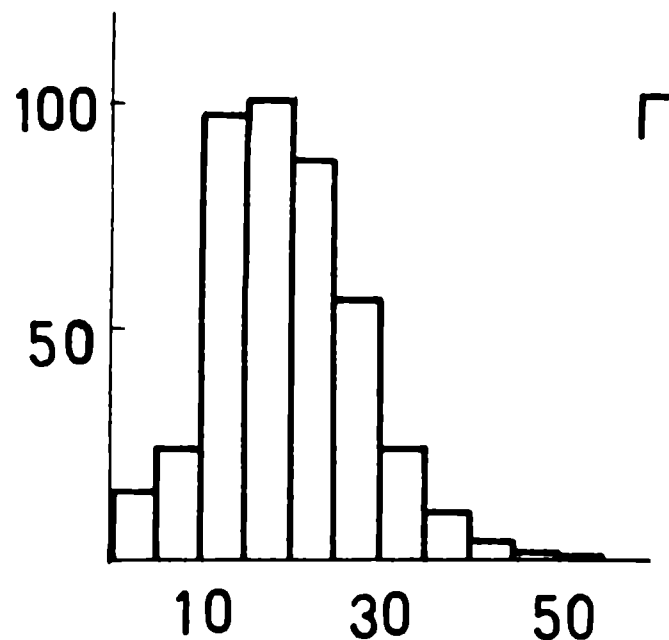
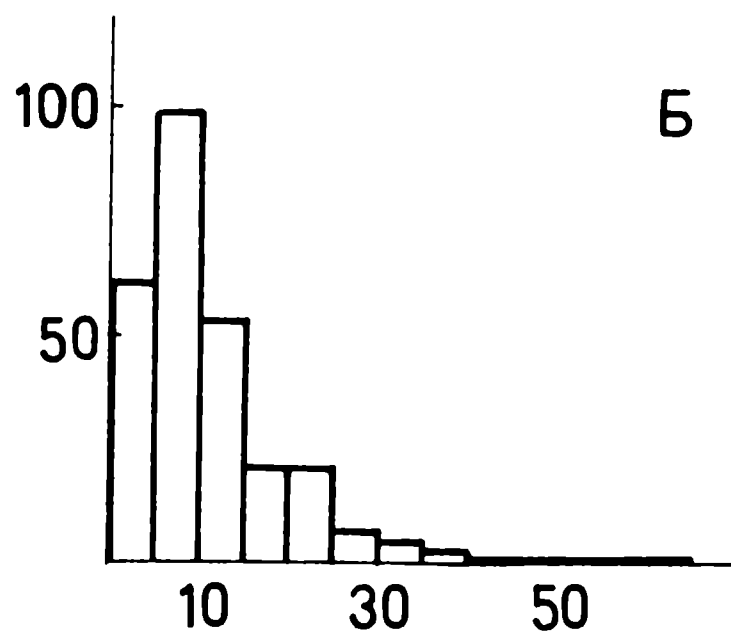
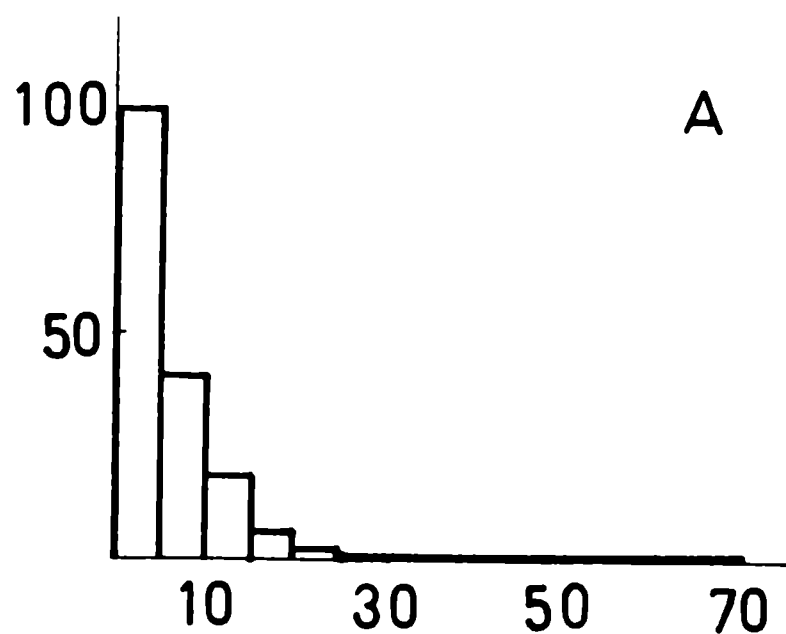


Рис. 7. Многолетняя динамика размерной структуры мидиевого поселения на южном берегу губы Княжая.

1981 1982 г 1983 г 1984 г д 1985 г Обозначения как на рис. 1

Многолетние наблюдения за популяцией в эстуарии р. Умба дают пример постепенного перехода от структуры третьего типа к структуре четвертого типа (рис. 8). Несмотря на значительный фон личинок мидий в толще воды (Кулаковский, Кунин, 1983; Ошурков, 1985), оседания молоди в Умбе в 1981, 1982 гг. не наблюдалось, что, по-видимому, связано с антагонистическими взаимоотношениями между спатом и плотным поселением старших возрастных групп (Луканин и др., 1985). Это положение подтверждается нашими на-

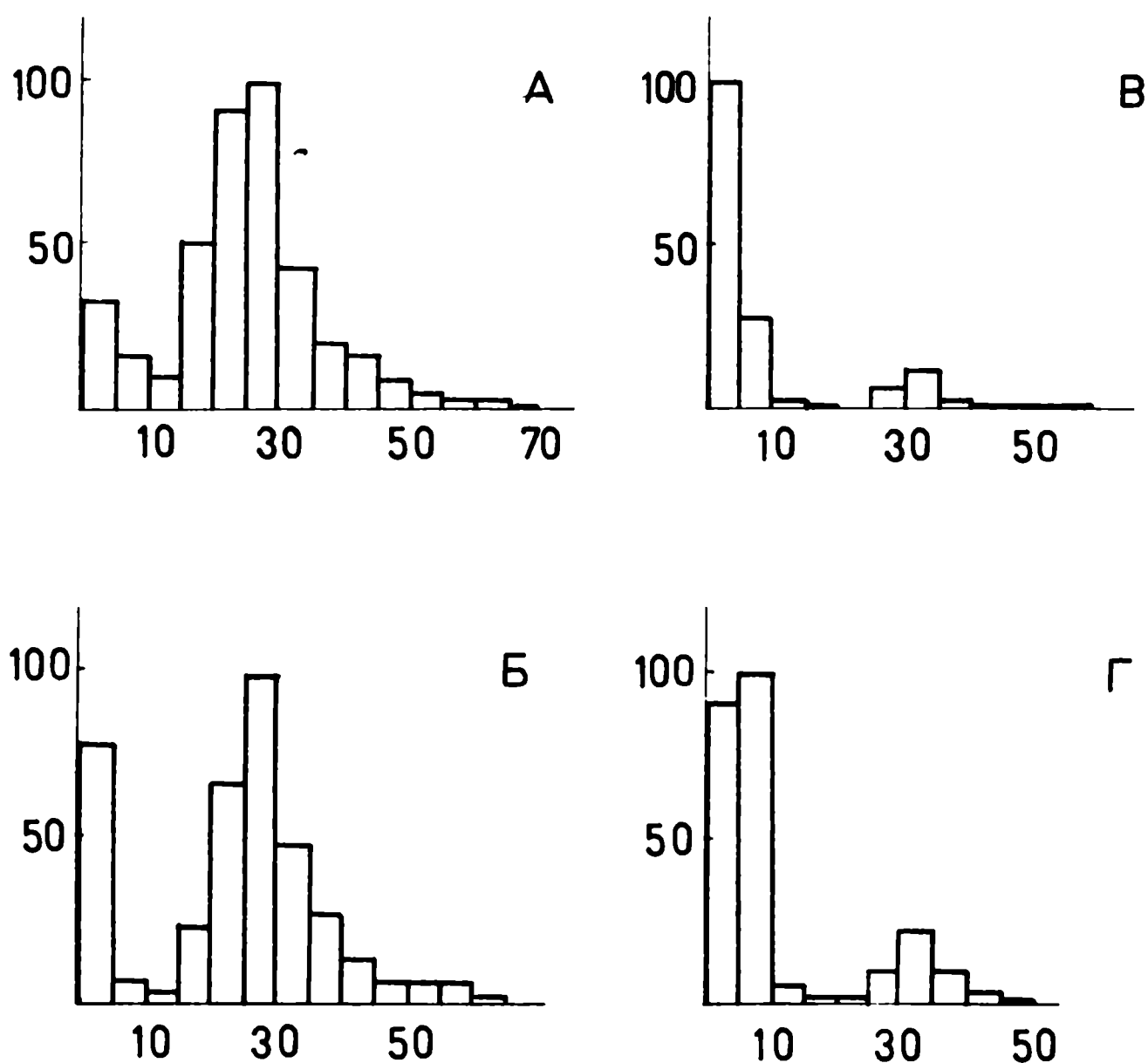


Рис. 8. Многолетняя динамика размерной структуры мидиевого поселения в эстуарии р. Умба.

1981 б 1982 в 1984 г., 1985 г. Обозначения как на рис. 1.

блюдениями 1985 г. в губе Княжой. Весной здесь были установлены субстраты, возвышающиеся над грунтом на 40 см. Все они, начиная с высоты 10 см от мидиевой банки, к осени оказались покрыты осевшими моллюсками размером около 1 мм. В то же время на самой банке и нижних частях субстратов спат не обнаружен. По мере элиминации крупных моллюсков складывается ситуация, благоприятствующая оседанию личинок. В рассматриваемом примере это проявляется в резком изменении биотопа. В 1981 и 1982 гг. поселение мидий располагалось на илистом грунте, созданном, вероятно, самими моллюсками. Сокращение плотности поселения привело к вымыванию ила от освободившихся участков и обнажению твердого субстрата, пригодного для оседания мидий. Именно поэтому в 1984 г. наблюдается существенное изменение размерной структуры банки.

Не столь редка и обратная картина перехода четвертого типа размерного распределения в третий. В популяции, обитающей в узком проливе губы Падан при нормальной солености, с 1981 по середину 1982 гг. наблюдалась хорошо заметная элиминация старших возрастных групп, при этом распределение из бимодального постепенно перешло в унимодальное (рис. 9, а, б, в). В августе 1982 г. в весьма большом количестве появилась молодежь, и размерная структура вновь приобрела бимодальный характер (рис. 9, г). На примере этой же банки прослеживается и иной тип перехода размерной структуры четвертого типа в структуру третьего типа (рис. 9, д)

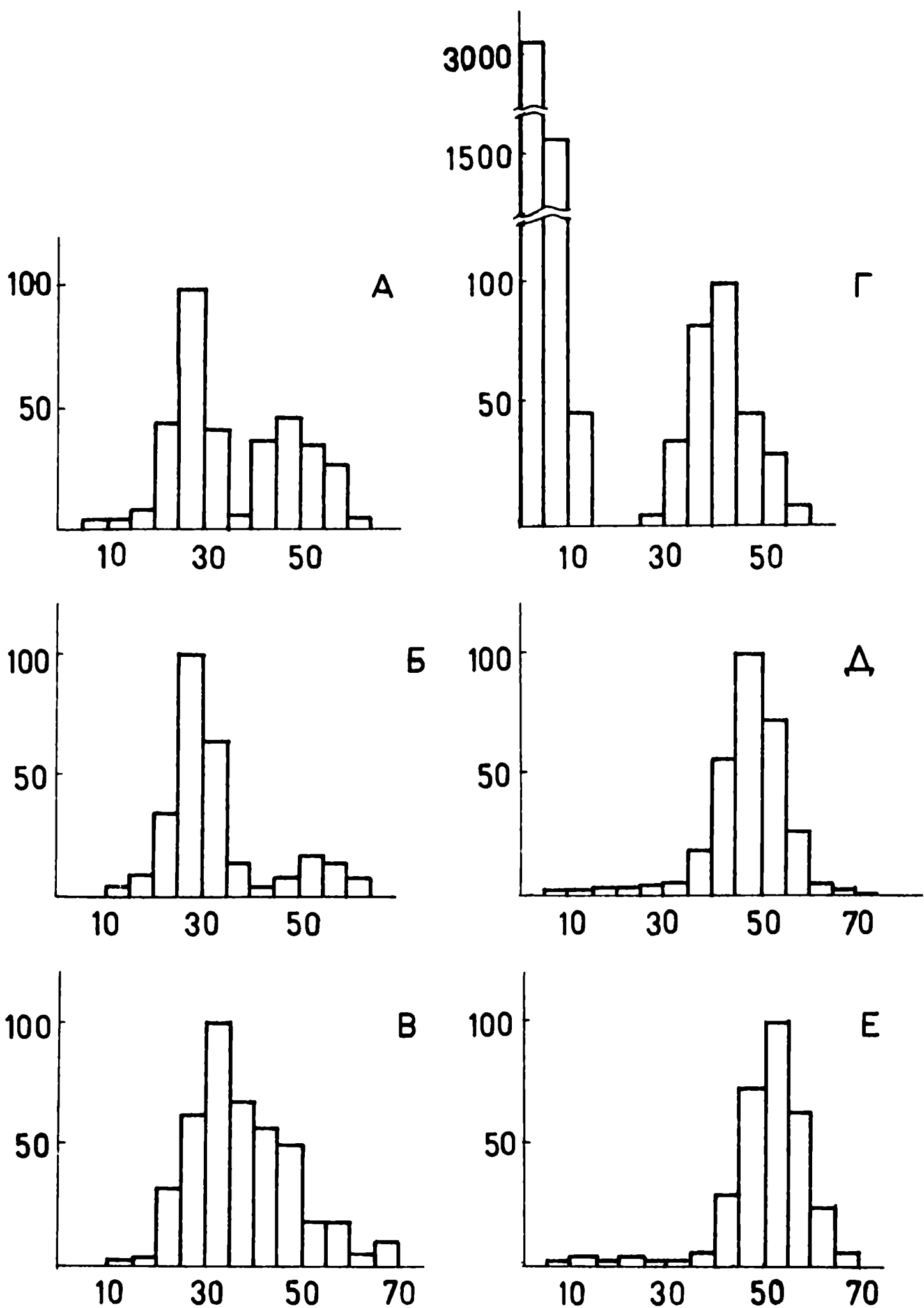


Рис. 9. Сезонные и многолетние изменения размерной структуры мидиевого поселения в губе Падан.

август 1981 г. сентябрь 1981 г., в июнь 1982 г., г август 1982 г., д 1984 г.
е 1985 г. Обозначения как на рис. 1.

В данном случае восстановление унимодального распределения происходит за счет почти полной элиминации молоди, вызванной задержкой талых вод подо льдом весной 1984 г. Аналогичная картина прослеживается и в мидиевом поселении у северного берега губы Княжая (рис. 10). В отличие от губы Падан, гибель молоди в данном месте вызвана не катастрофическими изменениями гидрологических условий, а описанными выше антагонистическими отношениями молоди и плотного поселения мидий, оказывающего неблагоприятное воздействие на молодь моллюсков.

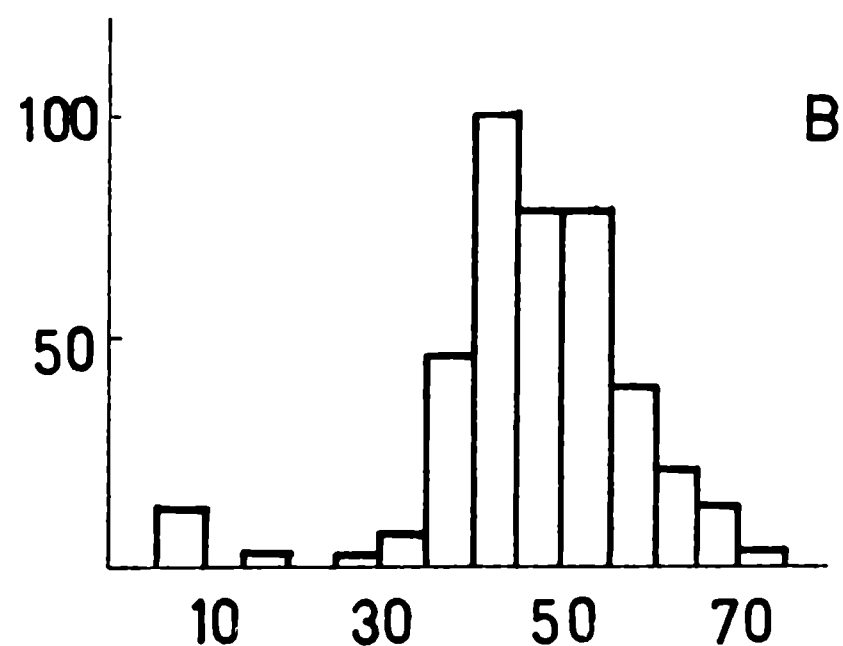
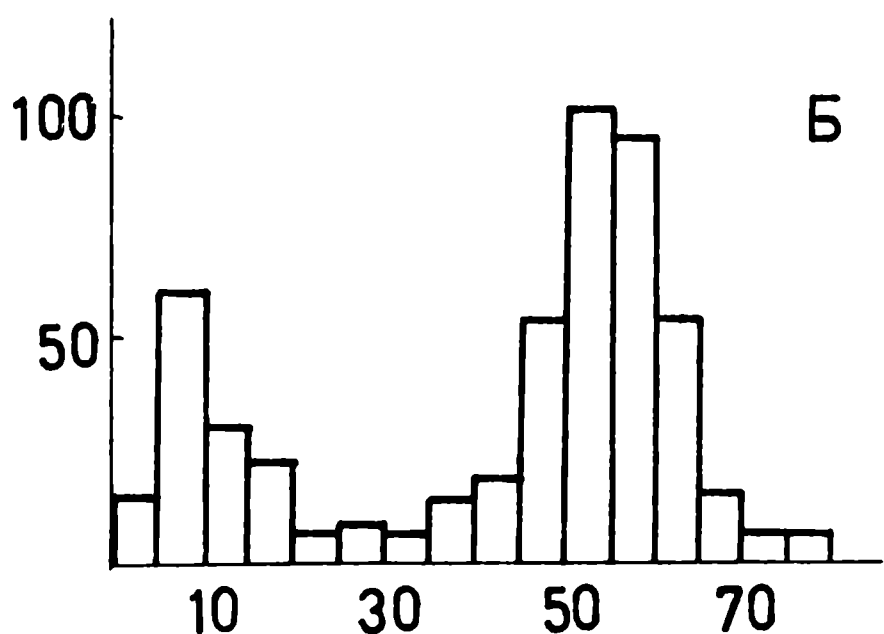
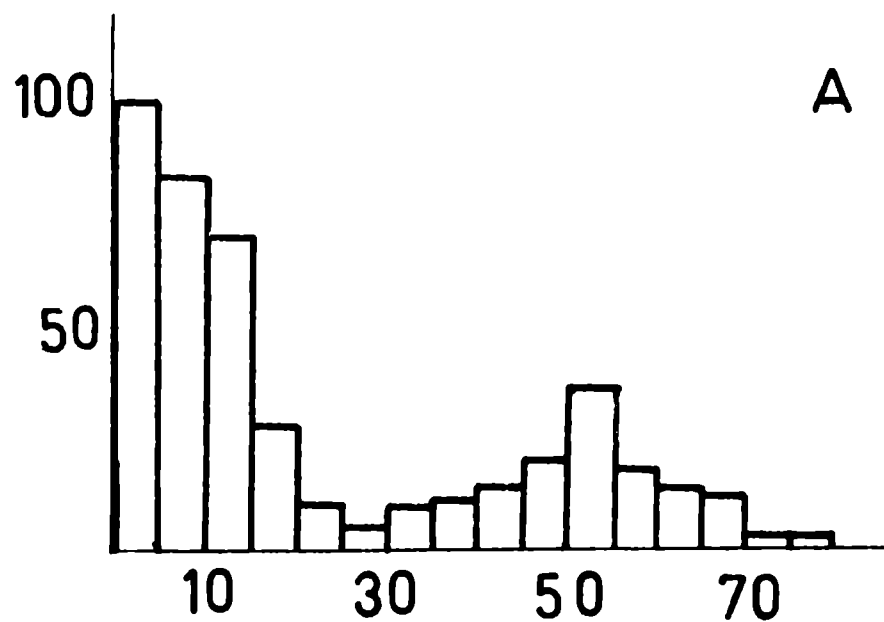


Рис. 10. Многолетняя динамика размерной структуры мидиевого поселения на северном берегу губы Княжая.

1981 1982 г., в 1983 Обозначения как на рис. 1.

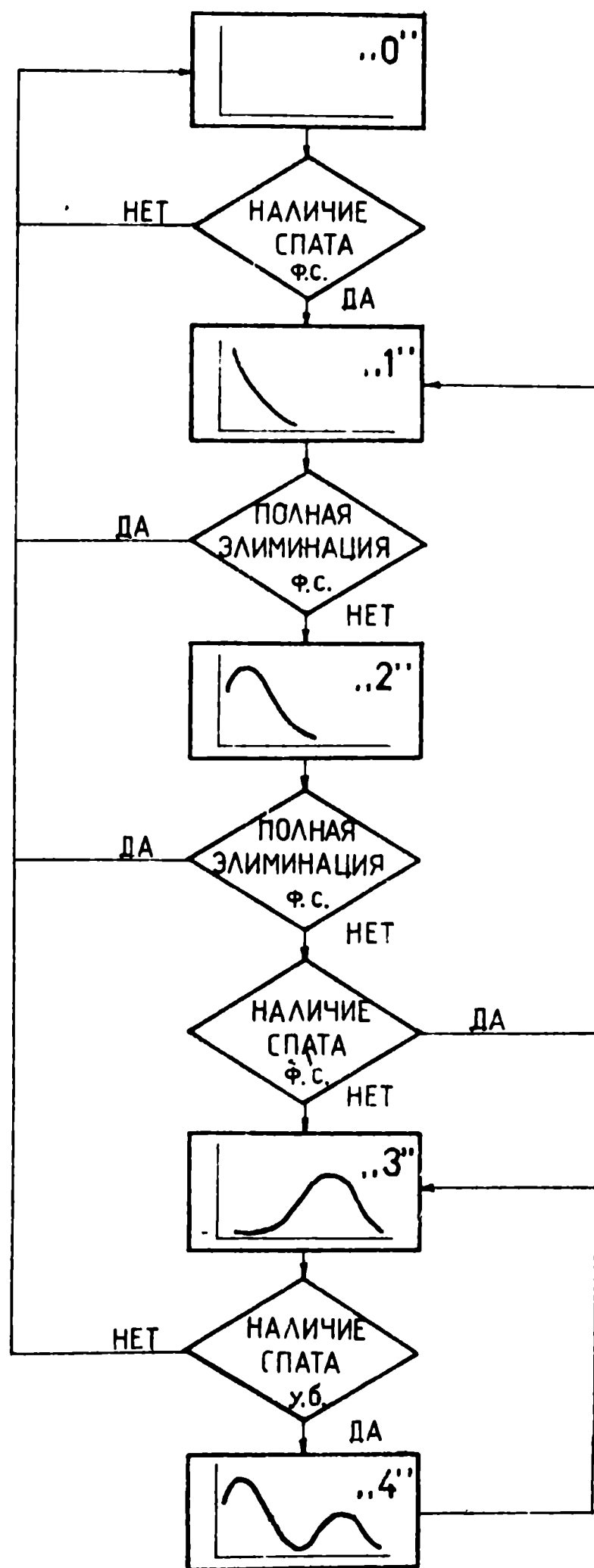


Рис. 11. Упрощенная блок-схема развития размерной структуры мидиевых поселений в Белом море (пояснения в тексте).

ФС — под влиянием факторов среды, УБ — влиянием условий на банке, ЕС — под влиянием естественной смертности.

Общая схема динамики размерной структуры

Учитывая ежегодные высокие плотности личинок в толще вод Белого моря (Кулаковский, Кунин, 1983; Ошурков, 1985), можно утверждать, что зарождение любой банки контролируется главным образом эдафическими и гидрологическими факторами и может быть охарактеризовано переходом из состояния «0»* в состояние «1» (рис. 11). Превалирование молодежи в популяции на начальных стадиях развития банки оставляет возможность возврата в состояние «0» под действием катастрофических факторов. Экстремальные для мидий изменения условий окружающей среды регулярно отмечаются в весенние месяцы (Бабков, Луканин, 1985). Элиминацию молодежи определяют толщина поверхностного слоя опресненных вод и длительность его воздействия на моллюсков (Бергер, Луканин, 1979).

В тех случаях, когда катастрофические факторы не привели к полной гибели поселения, по мере линейного роста моллюсков система из состояния «1» переходит в состояние «2» (рис. 11). Размерная структура второго типа сохраняется до появления спата ближайшей генерации. Начиная с этого момента, система вновь возвращается в состояние «1». Для поселений, обладающих вторым типом размерной структуры, сохраняется возможность полной гибели под действием тех же гидрологических факторов.

В сублиторали, где в значительной степени снижен пресс абиотических факторов и, соответственно, уровень элиминации, становится возможным переход системы из состояния «2» в состояние «3» (рис. 11). Этот переход может происходить двумя существенно различающимися способами. С одной стороны, размерная структура третьего типа может возникнуть в результате отсутствия оседания молодежи в течение ряда лет, вызванного действием катастрофических факторов. С другой стороны, при ежегодном пополнении популяции молодью моллюски предыдущих генераций, благодаря низкой элиминации, растут, сохраняя свою численность на относительно высоком уровне. В конце концов наступает момент, когда растущие особи полностью используют возможности биотопа, что препятствует оседанию личинок. Таким образом, в данном случае переход в состояние «3» контролируется факультативными факторами. Следует отметить, что сила воздействия этих факторов находится в зависимости от плотности не всей популяции, а лишь старших возрастных групп. По-видимому, можно считать, что продолжительность перехода системы из состояния «2» в состояние «3» находится в прямой зависимости от емкости среды* и в обратной — от темпа

* Состояние «0» отвечает отсутствию поселения мидий. Состояния «1»--«4» описываются размерной структурой 1--4 типов.

* Емкость среды (Емельянов, 1984) для *M. edulis*, судя по нашим данным, тесно связана со скоростью придонных течений. Так, например, в устьи губы Педуниха скорость приливо-отливных течений достигает 3 км/ч, в губе Княжая — 1 км/ч, в устье р. Умба — 0,3 км/ч. Биомасса мидий в климаксных банках в этих местах может достигать соответственно 60, 30 и 20 кг/м²

роста моллюсков и уровня элиминации старших возрастных групп.

Как уже отмечалось, популяции не в состоянии постоянно поддерживать размерную структуру третьего типа. В соответствии с эдафическими и гидродинамическими условиям биотопа система из состояния «3» со временем стремится перейти либо в состояние «0», либо «4». По мере уменьшения плотности насыщения биотопа, связанной с элиминацией, снижается пресс факультативных факторов и появляется возможность оседания молоди. Если по тем или иным причинам (одна из возможных причин — слабая гидродинамика, медленное вымывание накопленных банкой илов в присутствии старой части популяции) не происходит оседания молоди, эволюция мидиевого поселения завершается переходом системы в состояние «0». В этом случае продолжительность существования популяции с третьим типом размерной структуры определяется, по-видимому, лишь максимальной продолжительностью жизни генераций, составляющих основу банки. Альтернативный путь развития мидиевой банки третьего типа возможен при изменении эдафической ситуации в биотопе, т. е. освобождении хотя бы части площади поселения от илов. Наличие подходящего субстрата для оседания молоди определяет переход к бимодальному размерному распределению. При этом время существования системы в состоянии «3» связано обратной зависимостью со скоростью течений (как ламинарных, так и турбулентных) и темпом элиминации.

Развитие системы, находящейся в состоянии «4», по-видимому, возможно только в одном направлении — переход в состояние «3». Как уже указывалось, это происходит двумя различными способами: либо вследствие гибели или эмиграции молодой части популяции под влиянием катастрофических факторов, либо из-за элиминации старших возрастных групп. В последнем случае молодая часть банки претерпевает те же изменения, что были описаны при анализе перехода системы из состояния «1» в состояние «3». Соответственно двум направлениям развития продолжительность существования бимодального распределения зависит либо от силы влияния катастрофических факторов, либо от продолжительности жизни моллюсков.

Классификация мидиевых поселений по особенностям динамики размерной структуры

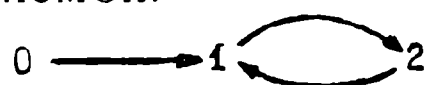
Все мидиевые поселения Белого моря, периодически возникающие или постоянно существующие на определенной территории, в зависимости от эволюции размерной структуры могут быть разделены на 4 группы.

Первая группа — эфемерные поселения молоди мидий — в терминах принятого нами изложения может характеризоваться переходом системы из состояния «0» в состояние «1» и далее вновь в состояние «0», т. е. схемой:



Продолжительность фазы «1» в данном случае определяется абиотическими факторами. Время нахождения системы в состоянии «0» можно оценить примерно в 6—9 месяцев; соответственно фазы «1» — в 6—3 месяца. Это может быть хорошо проиллюстрировано на примере поселений, встречающихся на зеленых нитчатых водорослях и прибойных скалистых берегах. На водорослях мидиевое поселение существует от момента оседания молодежи (июль—сентябрь) до гибели (ноябрь—декабрь) однолетних нитчаток. А на скалистых берегах время существования продолжается от времени оседания молодежи (июль—сентябрь) до появления плавающих льдов, уничтожающих эти поселения.

Развитие размерной структуры мидиевых поселений следующей группы характеризуется схемой:



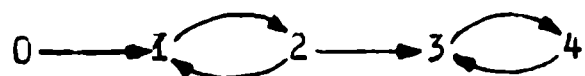
К этой группе относится большинство стабильных литоральных поселений на жестких грунтах. Продолжительность фаз цикла здесь зависит от темпа роста и элиминации моллюсков конкретной популяции. Фазы «1» и «2» продолжаются соответственно 9 и 3 месяца, так как осевшая осенью молодежь (фаза «1») уничтожается в основном весенним опреснением, после чего в развитии поселения наступает фаза «2», продолжающаяся до очередного спата около 3 месяцев. Естественно, эти процессы связаны со значительными колебаниями численности: иногда молодежь может быть уничтожена до 20% и более.

Литоральные банки на мягких грунтах и сублиторальные поселения в районах со слабо гидродинамикой образуют третью группу. Возможные переходы их размерной структуры можно изобразить схемой:



Продолжительность фазы «0» колеблется в значительных пределах в зависимости от интенсивности придонных течений. Фазы «1» и «2», сменяя друг друга, длятся около 3—5 лет, необходимых для полного насыщения биотопа. В состоянии «3» беломорские поселения этой группы находятся около 5—12 лет. Таким образом, общее время существования банок данной группы по грубым расчетам составляет в среднем на 3—4 года больше максимальной продолжительности жизни моллюсков в данном биотопе (с учетом элиминации).

Следующая группа поселений включает главным образом сублиторальные банки в районах интенсивной динамики вод. Развитие их размерной структуры описывается схемой:



Как и в предыдущем случае, фазы «1» и «2» могут быть достаточно продолжительными. Соотношение фаз «3» и «4» по времени в значительной степени зависит от конкретных условий биотопа. По-видимому, для беломорских популяций этой группы средняя продолжительность одного цикла $3 \rightleftharpoons 4$ оценивается в 6—12 лет

Заключение

Таким образом, в пределах Белого моря имеется вся гамма переходов от типичных оппортунистических псевдопопуляций (крупные сублиторальные банки в районах с интенсивной гидродинамикой). Соответственно с этим моллюски, попадая в тот или иной биотоп, подвергаются в основном либо *r*-отбору (литораль), либо *K*-отбору (сублитораль) (Mac Arthur, Wilson, 1967). При этом на ранних этапах развития мидиевых банок их размерная структура определяется главным образом катастрофическими факторами, а на поздних — факультативными.

Высказанные соображения относительно динамики мидиевых поселений подтверждают выдвинутое ранее предположение (Луканин, Миничев, 1985) о возможности и даже полезности полного изъятия моллюсков из поселений третьей группы, находящихся в стадии климакса. По-видимому, эти мероприятия ускорят процессы деградации банки и восстановления биотопа (вымывание илов).

ЛИТЕРАТУРА

- Бабков А. И., Луканин В. В. Весенние изменения солености и температуры поверхностных слоев Белого моря и их влияние на распределение организмов, обитающих на литорали и в верхнем горизонте сублиторали.— Исслед. фауны морей, 1985, т. 31, вып. 39, с. 94—98.
- Бергер В. Я., Луканин В. В. О механизме вертикального распределения беломорских моллюсков *Mytilus edulis* L. и *Littorina saxatilis* (Olivi).— В кн.: Промысловые двустворчатые моллюски-мидии и их роль в экосистемах. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1979, с. 16—18.
- Воскресенский К. А. Пояс фильтраторов, как биогидрологическая система моря.— Тр. ГОИН, 1939, вып. 6(18), с. 55—120.
- Дарвин Ч. Сочинения. Т. 1. М.— Л., Гос. изд-во биол. и мед. лит-ры, 1935, 605 с.
- Емельянов И. Г. О понятии «емкость среды».— В кн.: Бигеоценолог. исслед. на Украине. Львов, 1984, с. 9—11.
- Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Теоретические основы культивирования мидий в Белом море. Л., Наука, 1983, 35 с.
- Луканин В. В., Миничев Ю. С. Пути промыслового освоения естественных скоплений *Mytilus edulis* L. в Кандалакшском заливе Белого моря.— В кн.: Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Тез. докл. Архангельск, 1985, с. 126—127.
- Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. О характерных чертах мидиевых биоценозов Белого моря.— В кн.: Исследование мидии Белого моря. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1985, с. 59—69.
- Максимов А. А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск, Наука, 1984, 250 с.
- Ошурков В. В. Динамика и структура некоторых сообществ обрастания и бентоса Белого моря.— В кн.: Экология обрастания в Белом море. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1985, с. 44—59.
- MacArthur R. U., Wilson E. O. The theory of island biogeography. Princeton, N. J., Princeton Univ. Press, 1967, 203 p.

ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ И БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕЗЕНСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ

А. Д. Наумов, А. И. Бабков, В. В. Луканин, В. В. Федяков

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

История изучения Белого моря насчитывает уже более 150 лет. Существовавшие и существующие ныне биологические станции на его берегах и многочисленные экспедиции различных учреждений сделали данную акваторию одной из наиболее исследованных. Многие тысячи проб бентоса, казалось бы, должны были дать исчерпывающий ответ на вопросы распределения фауны в этом относительно небольшом по площади водоеме, однако подробных карт распространения донных биоценозов в отдельных частях Белого моря до сих пор нет. Наиболее крупными белыми пятнами среди других районов оказываются Мезенский залив и Воронка. Одна из причин слабой изученности Мезенского залива заключается в том, что проведение экспедиционных работ здесь осложняется частыми штормами, малыми и изменчивыми глубинами и исключительно сильными приливо-отливными течениями.

Материал и методика исследования

Материалом для настоящей статьи послужили данные, полученные экспедицией Беломорской биологической станции Зоологического института АН СССР в Мезенский залив на НИС «Картеш» в июле 1984 г. Было взято 20 станций, сгруппированных в два разреза: от м. Воронова до м. Конушина и от Конушинской корги до устья р. Мезень (рис. 1).

Программой гидрологических работ предусматривалось изменение температуры, солености на стандартных горизонтах, а также цвета и прозрачности морской воды. Для этой цели использовались автоматический батометр-батитермограф ГМ-7-Ш, родниковые и глубоководные опрокидывающиеся ртутные термометры, батометр Нансена, штатный поверхностный пробоотборник из служебного помещения судна, диск Секки и шкала цветности моря.

Соленость проб воды с поверхности сразу же определялась ареометрами и впоследствии контролировалась на берегу в стационарных условиях, где обработка велась с помощью электросолемера



Рис. 1. Схема расположения станций в Мезенском заливе, взятых в июле 1984 г.

ГМ-65 и титрованием азотно-кислым серебром. Такое дублирование дало возможность установить среднее квадратичное отклонение ареометрирования (за истинное значение солёности принимается полученное на электросолемере). Оно оказалось равным 0.5‰. Таким образом, при рекогносцировочных работах, когда не требуется высокая точность, вполне возможно определять солёность на борту судна ареометрами.

На каждой станции бралась проба грунта. Объем грубообломочных фракций (гравийной и крупнее) определялся на месте прямым измерением в мерных стаканах. Содержание тонких фракций устанавливалось впоследствии на берегу методом отмучивания. Сортированность грунта определялась как среднее квадратичное отклонение произведений объемов фракций на логарифм их среднего размера, нормированное своим максимально возможным значением. Для песчаных, пелитовых и алевритовых фракций устанавливалось процентное содержание воды в грунте. Грунт в целом относился к тому или иному типу по значениям медианного размера входящих в него частиц.

В программе гидробиологических исследований количественные сборы макробентоса на всех станциях брались с помощью дночерпателя «Океан» площадью захвата 0.25 м². Кроме того, визуально

обследовалась литораль в местах, где в нее упирались концы разрезов. Почти все группы растений и животных определялись до вида. Исключение составляют губки, актинии, немертины, бокоплавы, мшанки и камптозои. В отдельных случаях некоторые гидроиды и полихеты определялись до семейства. Биоценозы выделялись по доминантным формам. Данные по одноименным биоценозам усреднены, однако небольшой объем материала не позволяет провести их полную статистическую обработку. Полученные результаты поэтому следует считать предварительными.

Морфометрия Мезенского залива

Граница Мезенского залива проходит по линии, соединяющей мысы Воронов и Конушин. В этих пределах его площадь равна 5600 км², а объем содержащейся в нем воды составляет около 75 км³. Средняя глубина равна 13 м, причем лишь на 0.1 части площади она превышает 20 м. Характерной чертой Мезенского залива является большая площадь прибрежной осушки, ширина которой на некоторых участках Конушинского берега достигает 10 км.

Рельеф дна залива подвержен постоянным изменениям в результате волнового воздействия во время штормов и переноса взвешенного материала сильными приливно-отливными течениями. Это приводит к возникновению почти на всей акватории залива множества непостоянных банок и отмелей. Кроме того, вызванная теми же причинами абразия приводит к размыву и переотложению остатков главным образом палеозойских морских организмов. Сравнительно незначительные по мощности современные донные отложения покоятся на основании, сложенном, по-видимому, девонскими известняками (Гурьянова, 1957).

Мезенский залив лишен островов, так как Моржовец практически полностью выходит за пределы его границ, определяемых лощей. Как Конушинский (рис. 2, *вклейка*), так и Абрамовский берега не имеют глубоко вдающихся в море мысов и лишены закрытых бухт и губ, за исключением устьев рек. Оба берега сходятся под углом около 45°, образуя характерное воронкообразное в плане сужение от створа входных мысов к устью Мезени.

Постоянные течения, приливы, приливно-отливные течения

Постоянные течения в Мезенском заливе следуют вдоль его берегов против часовой стрелки. Такая схема была намечена еще К. М. Дерюгиным (1928) и согласуется с распределением термогалинных характеристик (Черновская, 1958). Подтверждается она и данными наших работ в июле 1984 г. Постоянное течение поддерживается, с одной стороны, сточным беломорским течением, поступающим в залив через Моржовецкую Салму, а с другой — баренцевоморскими водами, входящими севернее о. Моржовец. У Конушинского берега постоянное течение усиливается стоком р. Мезень

и четко прослеживается по термогалинным показателям. Скорости его, вероятно, не превышают 20—25 см/с.

Поступающая через Воронку приливная волна свободно распространяется по акватории Мезенского залива, вызывая большие колебания уровня, обусловленные как мелководностью залива в целом, так и упомянутым выше воронкообразным сужением по направлению к устью р. Мезень. Здесь величина прилива может достигать 10 м. Характер прилива полусуточный, мелководный.

Приливная волна, входящая на мелководье Мезенского залива, порождает сильные приливно-отливные течения, скорость которых в сизигии составляет до 2.5 м/с. На стадии прилива течения направлены на юг—юго-восток, на стадии отлива — на север—северо-запад.

Температура и соленость вод

Горизонтальное и вертикальное распределение температуры и солености воды в Мезенском заливе, помимо географического положения, определяется следующими факторами: 1) свободным водообменом залива с сопредельными Горлом и Воронкой; 2) значительным пресным стоком реки Мезень; 3) сильными приливно-отливными течениями.

В результате водообмена Мезенского залива с Воронкой в него поступают относительно холодные и соленые баренцевоморские воды, отличающиеся от таковых сточного течения из Горла Белого моря. Южную и восточную части залива опресняет и отепляет обильный речной сток*. Сильные приливно-отливные течения, благодаря мелководности рассматриваемого района, интенсивно перемешивают воду от поверхности до дна, что приводит к вертикальной гомогенности и гомогалинности на большей части акватории Мезенского залива.

Приводимые схемы распределения температуры и солености воды (рис. 3, 4) составлены для июля 1984 г. По осевой линии залива распространяется клин относительно холодных баренцевоморских вод. Отепляющее влияние стока р. Мезень ощущается на предустьевом взморье и вдоль восточного берега (рис. 3). По мере продвижения от кутовой части залива на северо-запад температура воды летом на поверхности падает на 10°, а в придонном слое — на 8°.

Общее представление о годовом ходе температур в трех пунктах Мезенского залива дает табл. 1, составленная по данным Н. Я. Арсеньевой (1972). Как видно из таблицы, средние и экстремальные значения температуры мало различаются по акватории залива. Разница между максимальной и минимальной температурами летом может достигать 13° С, а годовая амплитуда колебаний температуры составляет 23° С.

* Р. Мезень выносит в среднем около 30 км³ пресной воды ежегодно, а р. Кулой и другие малые реки — около 5 км³ в год. Таким образом, за год только за счет берегового стока в заливе обменивается около половины воды.

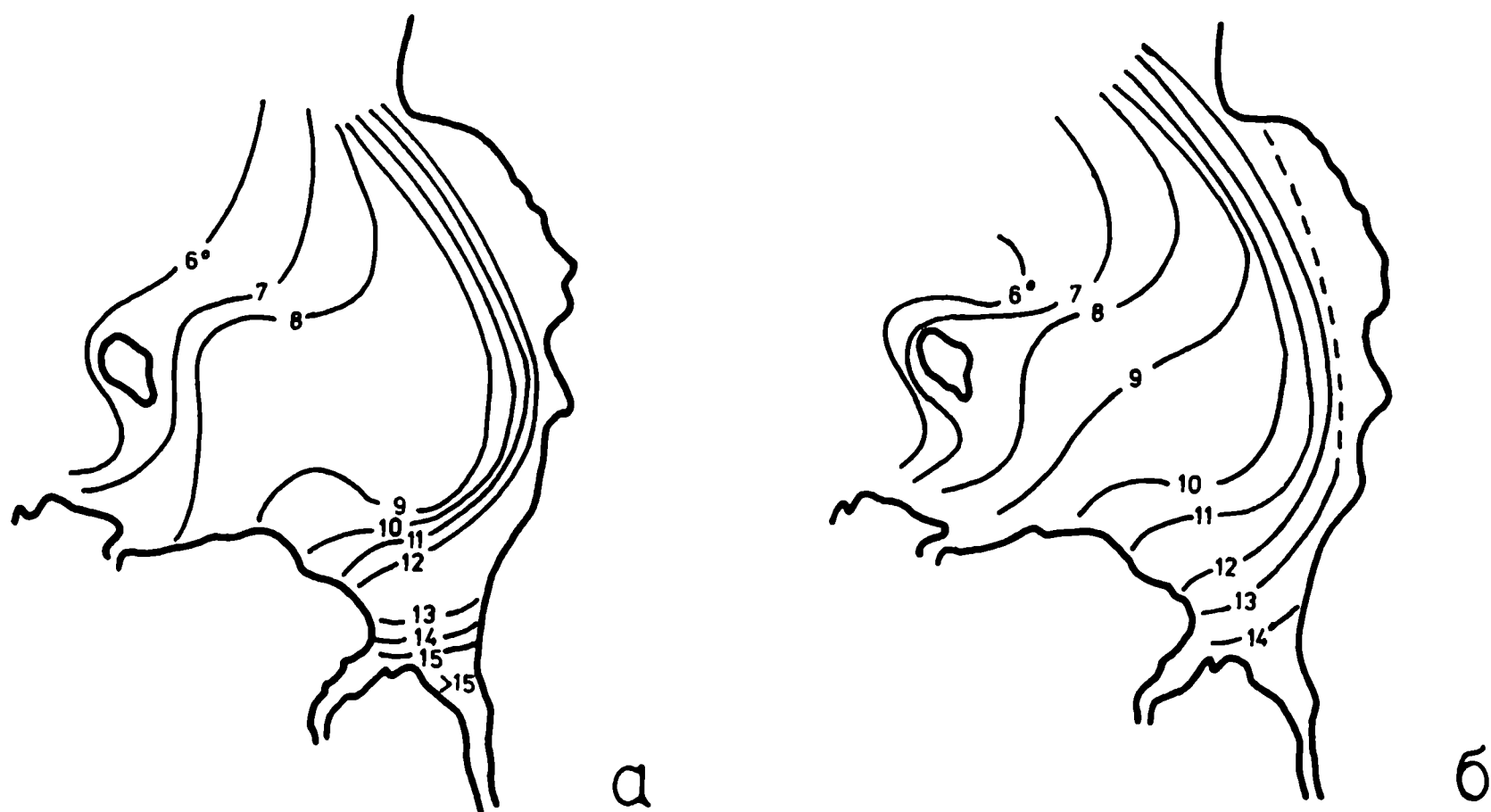


Рис. 3. Распределение температуры воды ($^{\circ}\text{C}$) в Мезенском заливе на поверхности (а) и в придонном горизонте (б) летом.

Распределение соленостей определяется теми же гидродинамическими особенностями Мезенского залива, что и распределение температур (рис. 4). Опресняющее влияние р. Мезень приурочено к тем же участкам, где повышенная температура обусловлена речным стоком. В разных точках залива соленость воды на поверхности может отличаться на 13, а в придонном горизонте — на 8‰. Сопоставляя распределение солености на поверхности и на глубинах (например, по конфигурации изогалины 27‰), можно заключить, что в придонном горизонте происходит подток баренцевоморских вод по направлению к устью р. Мезень, как это свойственно эстуариям. Соленость в западной части залива достигает 28—29‰, что несколько выше, чем на тех же горизонтах во внутренних районах Белого моря. Это свидетельствует о влиянии баренцевоморских вод, поскольку соленость сточного беломорского течения в среднем составляет 26.5‰ (Тимонов, 1950). Таким образом, Мезенский залив

Т а б л и ц а 1

Годовой ход температур воды на поверхности в трех пунктах Мезенского залива

Пун	Температура	Месяцы											
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Мыс Ко- нушин	максимальная	0	0	0	1	11	18	21	20	15	9	4	0
	средняя	0	0	0	0	2	10	14	13	9	3	0	0
	минимальная	0	0	0	0	0	4	9	10	4	0	0	0
Эстуарий р. Семжа	максимальная	0	0	0	4	11	19	22	21	16	9	4	0
	средняя	0	0	0	0	3	11	14	14	9	3	1	0
	минимальная	0	0	0	0	0	3	9	10	4	1	0	0
Мыс Аб- рамов- ский	максимальная	0	0	0	6	10	19	20	19	15	9	5	0
	средняя	0	0	0	0	3	11	14	14	9	3	0	0
	минимальная	0	0	0	0	0	3	9	10	5	1	0	0



Рис. 4. Распределение солености воды (‰) в Мезенском заливе на поверхность (а) и в придонном горизонте (б) летом.

нельзя считать сильно опресненным по сравнению с другими частями моря, как это полагает Е. Ф. Гурьянова (1957).

Анализ сезонной динамики солености показывает значительные различия гидрологического режима участков, находящихся под влиянием стока р. Мезень, с одной стороны, и баренцевоморских вод, с другой. В районе м. Конушина годовая амплитуда колебаний солености составляет 12‰, в то время как у о. Моржовец она не превышает 2‰. Отчетливый минимум солености, связанный с паводком р. Мезень, наблюдается в июне лишь вдоль Конушинского берега (рис. 5). Аналогичные различия отмечены и для берегов Горла. Так, годовая амплитуда солености у Зимнего берега достигает 9‰, а у Терского — 2‰. Тот факт, что минимум солености у Зимнего берега наблюдается на месяц раньше, объясняется различиями в сроках половодья рек в бассейнах рек Северной Двины и Мезени.

Ледовый режим

Сроки как появления, так и исчезновения льда в Мезенском заливе могут сильно колебаться в зависимости от погодных условий каждого конкретного года: в холодные годы лед в устьях рек образуется уже в начале октября, а ледяные поля могут встречаться до начала июля. Обычно формирование льда начинается в последней декаде октября в устье р. Мезень и на осушках Конушинского берега. Образованию неподвижного припая препятствуют большие колебания уровня моря и сильные приливно-отливные течения. По данным Н. Н. Зубова (1947), взломанные приливом льды, образуя торосы, скапливаются в эстуарии р. Мезень. Последующий отлив выносит их в море. Таким образом, дрейфующие льды в Мезенском заливе появляются в конце октября—начале ноября. Освобождение залива ото льда происходит обычно в конце мая.

Цвет и прозрачность воды

Воды р. Мезень несут огромное количество взвеси, объем которой может составлять до половины объема стока (Энгельгардт, 1897). Сильные приливно-отливные течения и ветровое перемешивание не дают минеральным частицам оседать практически на всей акватории залива. Это приводит к крайне низкой прозрачности его вод. В соответствии с особенностями постоянных течений, наиболее чистые воды отмечены в районе о. Моржовец (прозрачность около 5 м) — единственном месте развития красных водорослей, а наиболее мутные — в устье р. Мезень (прозрачность менее 1 м). Цвет воды как показатель, сопряженный с ее прозрачностью, изменяется от зеленовато-желтого и желтого в северо-западной части залива до коричневого в устье р. Мезень.

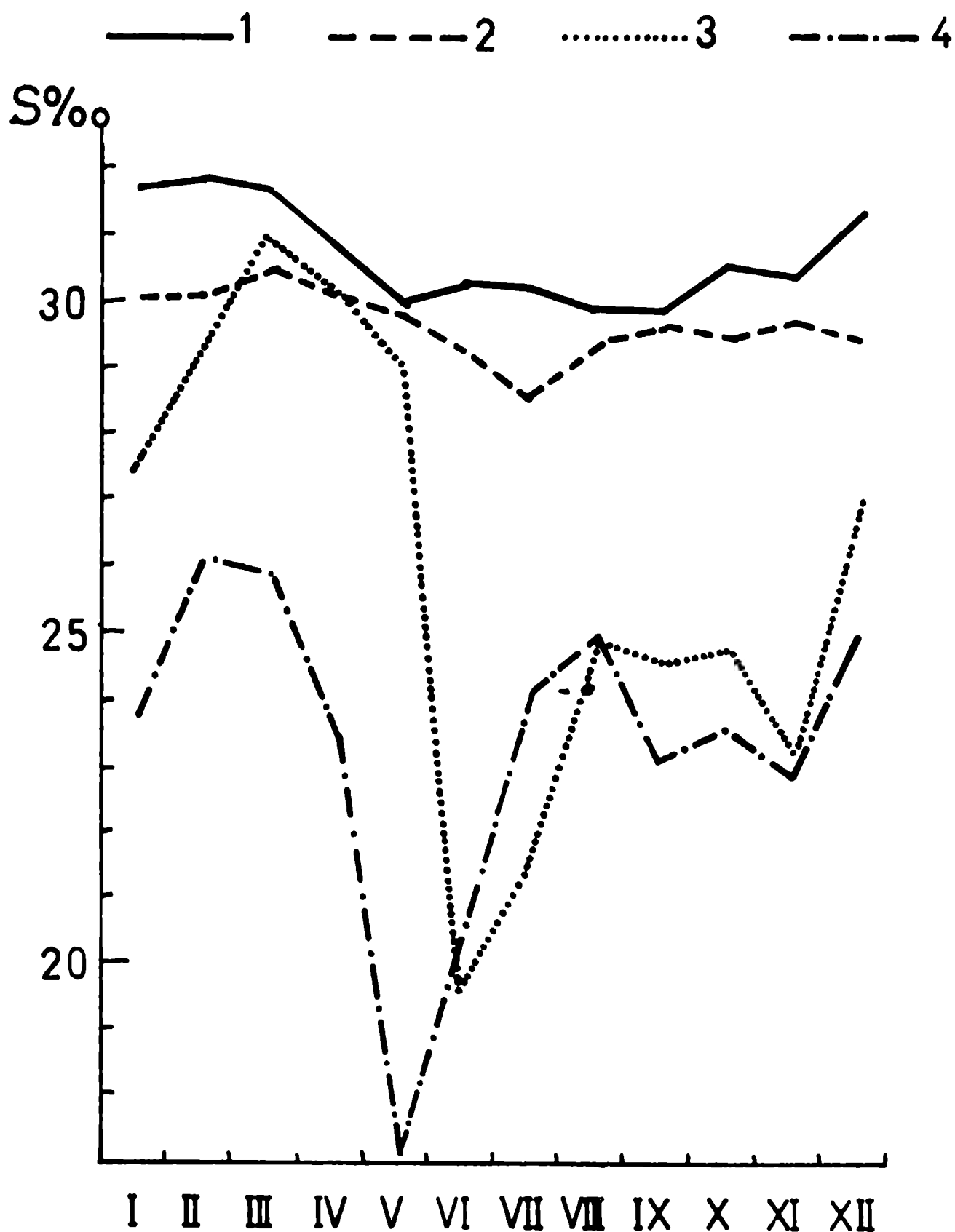


Рис. 5. Годовой ход солёности воды на поверхности в районе острова Сосновца (1), острова Моржовца (2), мыса Конушин (3) и деревни Инцы (4)

По ос — время, месяцы, по оси ординат

Следует отметить, что общая тенденция к снижению прозрачности воды по направлению к куту залива осложняется значительными суточными ее колебаниями, связанными с приливо-отливным циклом (Гурьянова, 1957).

Некоторые гидрохимические характеристики *

Благодаря обильному речному стоку окисляемость вод Мезенского залива намного больше, чем это обычно наблюдается в море. Наиболее высокие значения окислительно-восстановительного потенциала отмечаются в куту залива.

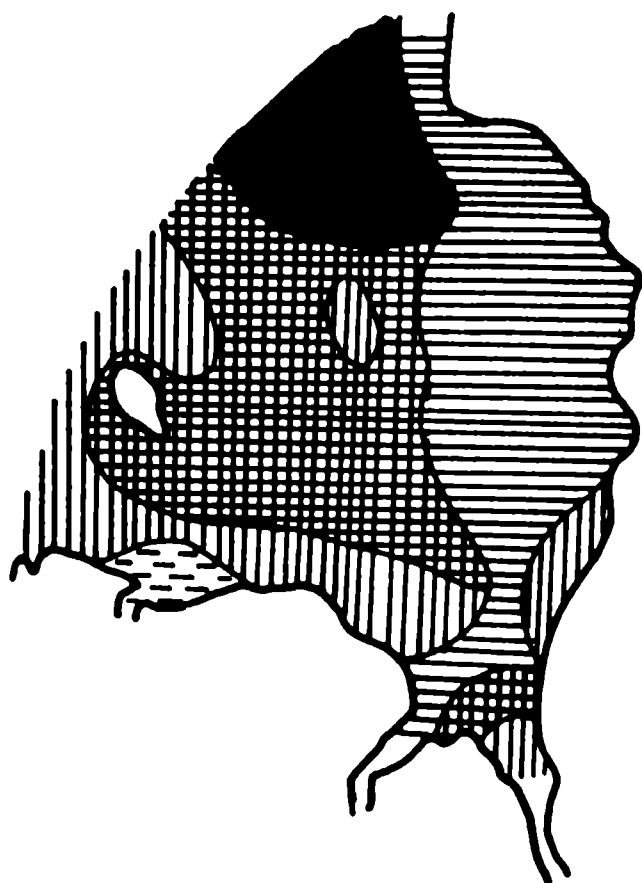
Как известно, внутренняя часть Белого моря, по сравнению с Баренцевым, характеризуется значительно более кислыми водами (Бруевич, 1960; Трофимов, Голубчик, 1947). Эта гидрохимическая особенность соседствующих водоемов позволяет проследить характер и источник течений в пограничных районах, в том числе и в Мезенском заливе. В Моржовецкой Салме в обе фазы прилива значения pH близки к таковым сточных беломорских вод. К северу от о. Моржовец во время прилива активная реакция среды сходна с тем, что наблюдается в Баренцевом море. В отлив сточные мезенские воды вновь понижают значение pH . Такая картина, подтверждаемая также и распределением концентрации CO_2 , оказывается в хорошем соответствии с описанной выше системой течений.

Судя по данным экспедиции Зоологического института на судне «Константин Дерюгин» в 1952 г., содержание биогенов в водах Мезенского залива высоко и не может служить фактором, лимитирующим распространение как бентосных, так и планктонных водорослей.

Грунты

Сведений о составе грунтов Мезенского залива еще очень немного. Судя по литературным (Невесский и др., 1977) и нашим данным, основная часть площади в центре рассматриваемой акватории занята галечной и каменной фракциями. Вдоль Абрамовского берега преобладают гравийные, а вдоль Конушинского — песчаные осадки (рис. 6). Надо отметить, что грунты в Мезенском заливе довольно рыхлые: объемное содержание воды в песках составляет $32.1 \pm 1.8\%$ (для сравнения в Горле $17.0 \pm 1.0\%$) и приближается к тому, что чаще наблюдается на илах, где эта величина составляет $55.1 \pm 4.9\%$ (данные для различных участков моря). Рыхлость донных осадков, представляя собой следствие влияния сильных непостоянных по направлению течений, способствует уже упоминавшимся явлениям: перманентному изменению рельефа дна и отсутствию макрофитов. Отметим, что наиболее оводненные грунты располагаются в районах максимального влияния приливо-отливных течений и взаимодействия последних с постоянными токами воды (рис. 7).

* Раздел написан в основном по материалам Е. Ф. Гурьяновой (1957).



■ 1 ▨ 2 ▤ 3 ▤ 4 ▤ 5

Рис. 6. Распределение донных отложений в Мезенском заливе.

3 — гравий, 4 — алеврит



▨ 1 ▤ 2 ▨ 3 ■ 4

Рис. 7. Содержание воды в мелких фракциях грунта Мезенского залива.

1 — 20 и более, 2 — 30, 3 — 35, 4 — 40

Удельная плотность осадков Мезенского залива и их сортированность в среднем составляют соответственно 2.7 ± 0.1 г/см³ и $61 \pm 5\%$, что не отличается сколько-нибудь существенно от значений этих показателей для тех же фракций в других районах Белого моря. Можно отметить тенденцию к увеличению коэффициента сортированности осадков в местах с преобладанием ламинарных течений вдоль Конушинского берега. Что же касается удельной плотности, то она оказывается максимальной вдоль Абрамовского берега, сложенного в основном глинами, а не торфяниками, как Конушинский.

Литораль

Береговая полоса Мезенского залива подвержена постоянному интенсивному накату. Конушинский берег открыт для ветров северных, западных и южных румбов. В период, когда залив свободен ото льда (т. е. с мая по октябрь), они дуют около 80 дней, причем 10 дней их скорость превышает 10 м/с. Аналогичная картина имеет место и на Абрамовском берегу, подверженном воздействию северных и западных ветров в течение 70 дней за тот же промежуток времени. Штормовые ветры здесь господствуют 9 дней. В целом ветровой режим залива довольно суров: на все 6 месяцев, во время которых воды его не покрыты льдом, приходится всего 12 штилевых дней. При таком положении дел нет ничего удивительного в том, что берега Мезенского залива подвергаются интенсивной волновой абразии: за год они отступают в среднем на 3—5 м (Невесский и др. 1977)

Необходимо отметить, что из-за высокой зыбы накат не прекращается даже в штиль. В результате этого осушная полоса постоянно перебивается, а слагающий ее материал (в основном гравий и галька) пребывают в постоянном движении (рис. 8, *вклейка*). В эстуариях крупных рек выходы скальных пород (*бенч*) и продукты абразии берегов перекрываются относительно толстым слоем глинистого ила — *няши*, который во время штормов сносится в сублитораль (Гурьянова, 1957; Невесский и др., 1977).

Понятно, что при таких условиях литораль на большем своем протяжении совершенно лишена макробентоса. Перебивание грунта, по интенсивности приближающееся к таковому на литорали, по-видимому, имеет место до глубин около 10 м. Во всяком случае, выше этой изобаты макробентос практически не встречается.

На литорали западной оконечности Абрамовского берега, защищенной от ветров северных румбов о. Моржовец, Е. Ф. Гурьянова (1957) обнаружила лишь 3 вида бокоплавов, пятна поселений мелких пескожилов, единичные особи баянусов и мидий, а также значительное поселение *Macoma balthica*. Кроме того, по данным того же автора в самом куту залива на литораль во время прилива заходят *Saduria entomon*, *Crangon crangon* и, возможно, *Hyas araneus*.

Характерный для других участков Белого моря вал штормовых выбросов водорослей, очерчивающий супралитораль, в Мезенском заливе отсутствует, так как в нем почти нет макрофитов.

Видовой состав макробентоса

До работ экспедиции Зоологического института 1952 г. в Мезенском заливе было отмечено всего 14 видов макробентоса. Первый подробный список донного населения, приведенный в статье Е. Ф. Гурьяновой (1957), насчитывает уже 105 видов и форм. В результате наших исследований он пополнился еще 60 видами.

Известно, что по характеру зависимости числа видов в списке от количества взятых станций можно судить о степени изученности и однородности распределения фауны той или иной акватории. Для Мезенского залива эта функция (рис. 9) аппроксимировалась уравнением

$$S=S_0(1-e^{-kN}), \quad (1)$$

где S — число найденных видов, N — количество взятых станций, S_0 и k — коэффициенты. Очевидно, что коэффициент S_0 представляет собой асимптоту рассматриваемой функции и может трактоваться как предсказываемое число форм в данном водоеме. Что же касается коэффициента k , то он в известной степени отражает однородность распределения животных (чем выше значение этого коэффициента, тем быстрее падает значение первой производной функции (1) и тем однороднее распределен бентос).

Соответствие теоретической функции фактическим данным проверялось критерием χ^2 . Во всех случаях достоверных различий не обнаружено.

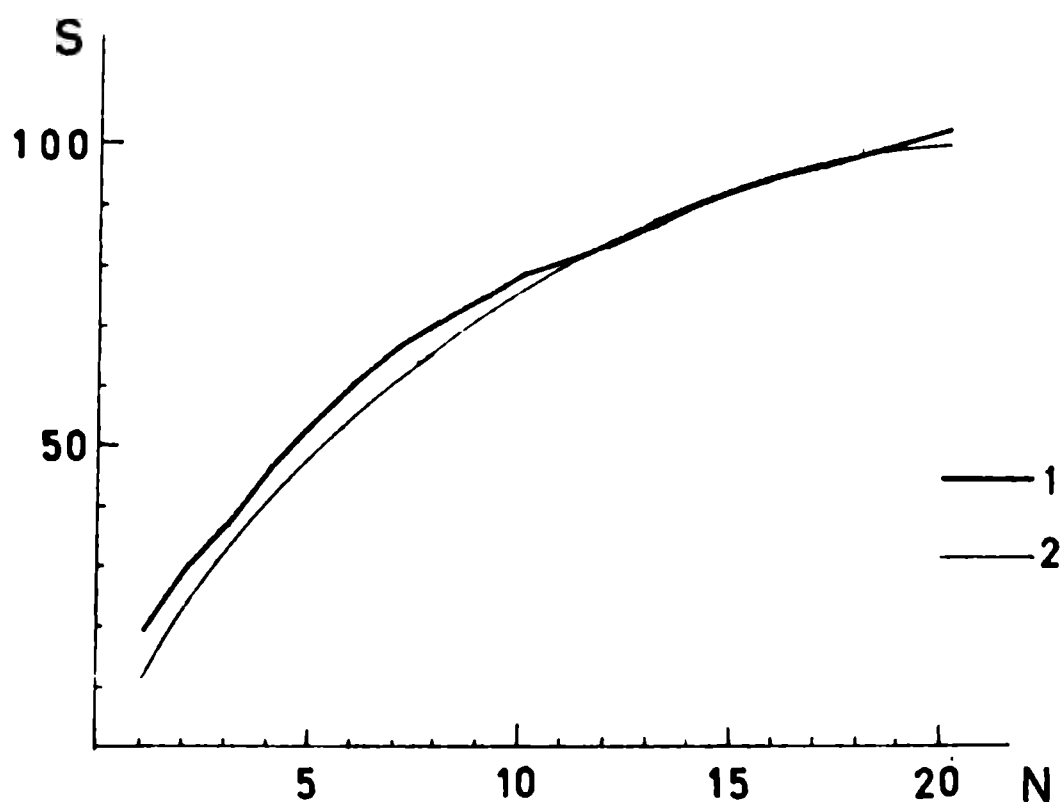


Рис. 9. Зависимость числа найденных форм бентоса от количества взятых станций в Мезенском заливе (1) и аппроксимирующая ее функция (2) (пояснения в тексте).

По оси абсцисс — количество станций, по оси ординат — число обнаруженных форм

Значения коэффициентов уравнения (1) для тех участков Белого моря, где проводились аналогичные * исследования экспедициями Беломорской биологической станции ЗИН АН СССР в 1981—1984 гг., представлены в табл. 2.

Судя по значению коэффициента k , наиболее однородно распределены виды в Мезенском заливе и северо-западной части Онежского. В Двинском заливе и Горле, где исследованиями охвачены участки с более разнообразными грунтами, большинство форм бентоса распространено не по всей акватории.

Значение первой производной функции (1) в точке $N=N_0$ характеризует полноту исследования видового состава фауны той или иной акватории. Как видно из табл. 2, бентос Мезенского залива в наших сборах представлен хуже, чем таковой Онежского и Двинского заливов, но значительно лучше, чем Горла. Действительно, если к на-

Таблица 2

Количество взятых станций (N_0), значения коэффициентов k и S_0 уравнения (1) и его первой производной (dS/dN) в точке $N=N_0$ в различных участках Белого моря

Акватория	N_0	k	S_0	dS/dN
Мезенский залив	20	0,109	113	1,4
Онежский залив	42	0,116	251	0,2
Двинский залив	37	0,060	168	0,5
Горло	25	0,041	266	3,9

* N_0 — количество использованных для анализа станций.

* Аналогичные в данном случае означает, что сбор материала велся теми же орудиями лова, по той же методике и с точностью до видов определялись те же таксоны, что и в Мезенском заливе (см. раздел «Материал и методика исследования»).

Доля видов разных таксономических групп,
обитающих в Мезенском заливе,
от числа форм, встреченных в Горле (1),
Онежском (2) и Двинском заливах (3) (%)

Группа	1	2	3
Algae	10	13	13
Coelenterata	28	22	80
Polychaeta	80	42	65
Crustacea	54	35	78
Gastropoda	76	36	80
Bivalvia	85	59	61
Echinodermata	100	70	140
Tunucata	117	70	350

стоящему времени в сборах ББС ЗИН АН СССР имеется 99% форм, обитающих, как предсказывает уравнение (1), в Онежском и Двинском заливах, то из Мезенского нам известно 90%, а из Горла — лишь 68%.

Среди рассматриваемых районов Мезенский залив отличается бедностью видового состава. Так, предсказываемое число форм (коэффициент S_0 уравнения (1)) в Мезенском заливе в 1.5 раза меньше, чем в Двинском, и более чем в 2 раза меньше, чем в Горле и Онежском заливе. Обедненность Мезенского залива подтверждается также сравнением полных списков видов, составленных с учетом литературных и наших данных: в Мезенском заливе обнаружено 165 видов, в Двинском и относительно хуже изученном Горле — около 300, в Онежском — 500 видов макробентоса.

Интересно проследить, какие группы бентоса выпадают в большей степени из состава фауны Мезенского залива по сравнению с другими районами Белого моря. Хуже всего представлены кишечнополостные. По количеству видов их в 3—4 раза меньше, чем в Горле и в Онежском заливе. Число форм полихет, ракообразных и моллюсков в Мезенском заливе в 2 раза меньше, чем в Онежском. Вместе с тем количество видов полихет и моллюсков в Горле, а также кишечнополостных, ракообразных и гастропод в Двинском заливе сопоставимо с тем, что имеет место в Мезенском. Иголкокожие и оболочники всюду представлены приблизительно поровну, за исключением Двинского залива, где асцидий втрое меньше, чем в Мезенском. Что же касается флоры, то она на рассматриваемой акватории по сравнению с другими районами Белого моря обеднена в десять раз (табл. 3).

Несмотря на резкие отличия в абсолютном числе видов, доля отдельных таксономических групп в составе бентоса этих акваторий варьирует значительно слабее (табл. 4). Приведенные данные показывают, что в Мезенском заливе наиболее угнетенными оказываются водоросли и кишечнополостные. Что касается макрофитов, то причины их слабого развития в исследованном районе, очевидно,

**Таксономический состав бентоса различных районов Белого моря
(% от общего числа форм)**

Группа	А к в а т о р и я			
	Мезенский залив	Гор.	Онежский залив	Двинский залив
Algae	7	22	12	21
Coelenterata	8	16	14	6
Polychaeta	27	19	26	29
Arthropoda	7	7	8	6
Gastropoda	16	12	17	14
Bivalvia	17	11	11	19
Echinodermata	7	4	4	3
Tunicata	7	3	4	1
Прочие	4	6	4	1

следует искать в низкой прозрачности воды и перманентных подвижках донных осадков. Гидродинамические и эдафические особенности Мезенского залива приводят и к почти полному отсутствию кишечнополостных. Высокие и разветвленные колонии гидроидных полипов, столь обильные в Онежском заливе, здесь, обладая значительной парусностью, способствуют переносу своего субстрата и, тем самым, механическому уничтожению своих ответвлений. Находки такого рода колоний приурочены к халистатическим центральным районам залива или к локальным депрессиям дна в эстуарии р. Мезень. Это предположение подтверждается и полным отсутствием в Мезенском заливе (кроме эстуария Мезени) кустистых мшанок.

Сокращение числа видов в пределах других групп происходит за счет выпадения главным образом инфаунных и подвижных форм*. Например, среди полихет широко распространенный в Белом море вид *Scoloplos armiger* найден лишь один раз в эстуарии р. Мезень; богатые видами семейства *Phyllodocidae*, *Nephtyidae* и *Spionidae* представлены одним видом каждое; в семействе *Mal-danidae* выпали практически все инфаунные формы. Среди ракообразных в Мезенском заливе крайне скудно представлены кумовые рачки и совершенно отсутствуют морские пауки. Среди моллюсков значительно обеднены или отсутствуют отряды Trochida, Littorinida, Buccinida, Aspidophora, Cephalaspidea, Nuculida и семейства Cardiidae и Thyasiridae.

На наш взгляд, наиболее вероятной причиной обеднения большинства названных таксонов является чрезвычайно высокая скорость придонных течений в Мезенском заливе. С одной стороны, это не позволяет удерживаться на поверхности дна многим вагильным формам, с другой — препятствует накоплению тонкодисперсных фракций в донных осадках, столь необходимых для существования инфауны. В ряде случаев интенсивные гидродинамические процессы

* По сравнению с более богатой видами фауной Онежского залива, в Мезенском сохраняется 79% прикрепленных и лишь 36% инфаунных и вагильных форм.

влиять на отдельные группы опосредованно. Так, отсутствие в Мезенском заливе морских пауков и некоторых представителей брюхоногих моллюсков семейств Trochidae, Littorinidae и Naticidae в значительной степени обусловлено узостью их пищевого спектра и бедностью кормовой базы, вызванной течениями.

Преимущественное развитие прикрепленных форм в районах с интенсивными течениями четко показывается сравнением долей этих видов в локальных фаунах отдельных участков Белого моря. В Двинском заливе, где на большей части акватории гидродинамические условия способствуют накоплению алевро-пелитовых отложений, прикрепленные животные составляют 18%, в более активном в гидродинамическом отношении Онежском — 24%, в Горле, где имеет место практически речной режим — 32% и, наконец, в Мезенском заливе с его интенсивными постоянными и приливо-отливными течениями — 42%.

Таким образом, основной, а быть может и единственной, причиной бедности фауны Мезенского залива по сравнению с соседними районами Белого моря оказывается чрезмерно высокая гидродинамическая активность его вод. Схема прямых и опосредованных влияний этого фактора на разные группировки бентоса приведена на рис. 10. Ранее (Гурьянова, 1957) главной причиной обедненности фауны и флоры Мезенского залива считался неблагоприятный термогалинный режим. Однако, как следует из данных, приведенных в разделе «Температура и соленость вод», он существенно не отличается от режима Онежского залива и Горла. Что касается *Verruca stroemia* как примера выпадения морских стеногалинных форм, приведенного Е. Ф. Гурьяновой (1957), то отсутствие этого рачка в сборах экспедиции ЗИН 1952 г. чисто случайно. Нами *Verruca stroemia* встречена на станциях 1, 2, 5, 6, 8, 9, 13, 14 и 15, причем ее биомасса, отмеченная в центре залива (станция 13), достигает 22 г/м². Попутно отметим, что обеднение фауны Чешской губы, причина которого по Е. Ф. Гурьяновой, заключается в неустойчивых гидрологических условиях, вполне вероятно обусловлено также «проливным» режимом.

Интересно, что интенсивные придонные течения, в отличие от T,S-характеристики вод, не приводят к замене одних видов на другие. Действительно, судя по коэффициенту сходства Жаккара и мере включения Шимкевича (табл. 5), бентос Мезенского залива зна-

Т а б л и ц а 5
Показатели сходства Жаккара (над диагональю)
и меры включения Шимкевича (под диагональю)
между фаунами различных районов Белого моря

Районы	Мезенский залив	Горло	Онежский залив	Двинский залив
Мезенский залив		38	33	33
Горло	76	—	55	45
Онежский залив	89	87	—	46
Двинский залив	62	68	85	—

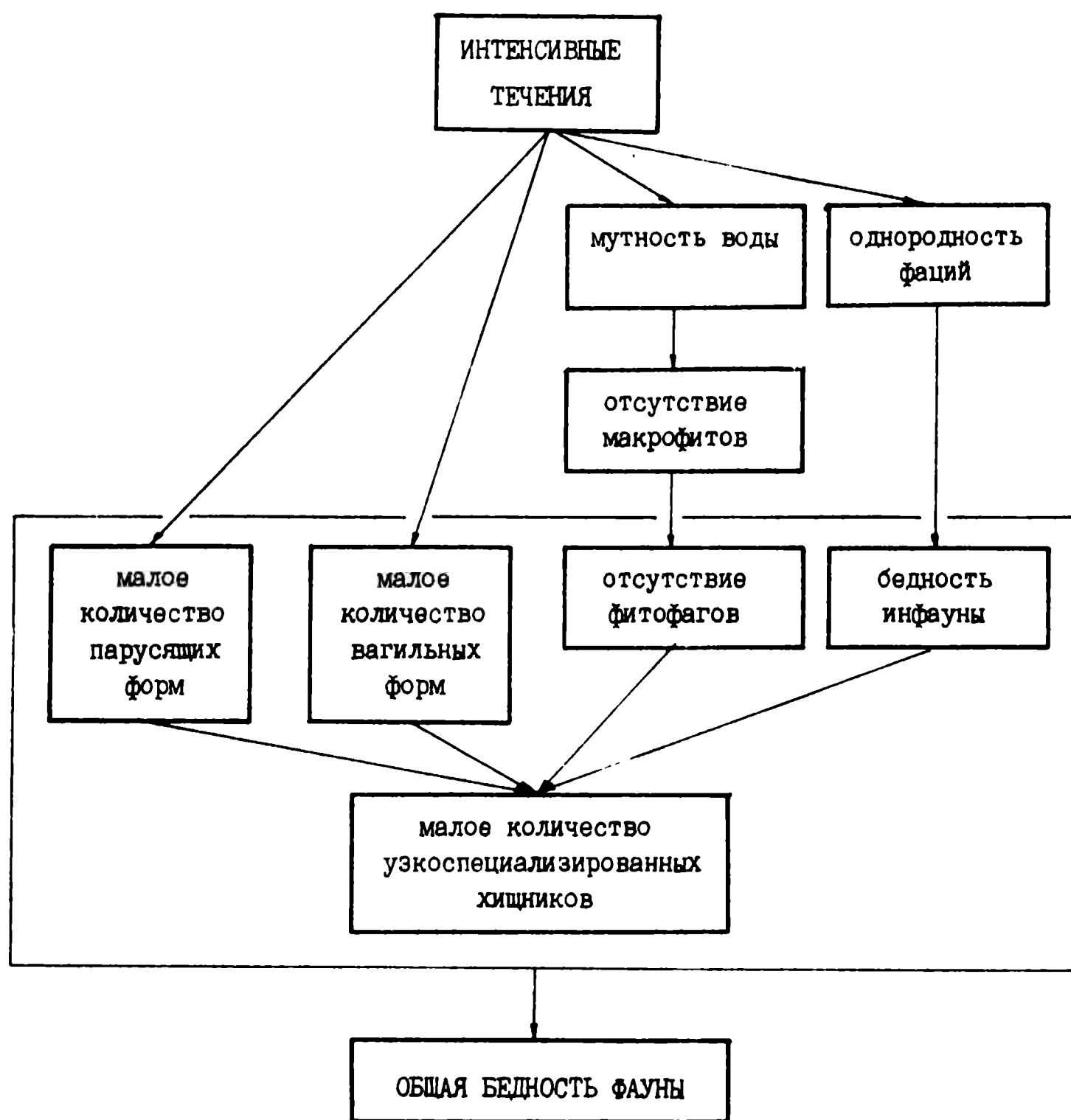


Рис. 10. Схема прямых и опосредованных влияний на состав бентоса Мезенского залива интенсивных течений.

чительно отличается лишь от такового Двинского, где наблюдается четкая летняя стратификация вод. Высокие значения меры включения дают основания считать, что фауна Мезенского залива представляет собой не более чем обедненный дериват фауны других, лишенных сезонной стратификации районов с более слабыми течениями.

В целом макробентос Мезенского залива имеет четко выраженный бореальный характер. Судя по его биогеографическому составу (рис. 11), исследованная акватория должна рассматриваться как сильно обедненный участок Германской (Норвежской) провинции Атлантической бореальной области. Из особенностей этого участка отметим полное отсутствие в его фауне арктических видов, обусловленное значительным летним прогревом всей толщи вод, и преобладание эврибионтных, распространенных в нескольких биогеографических областях форм, вызванное резкими сезонными колебаниями T, S -характеристик.

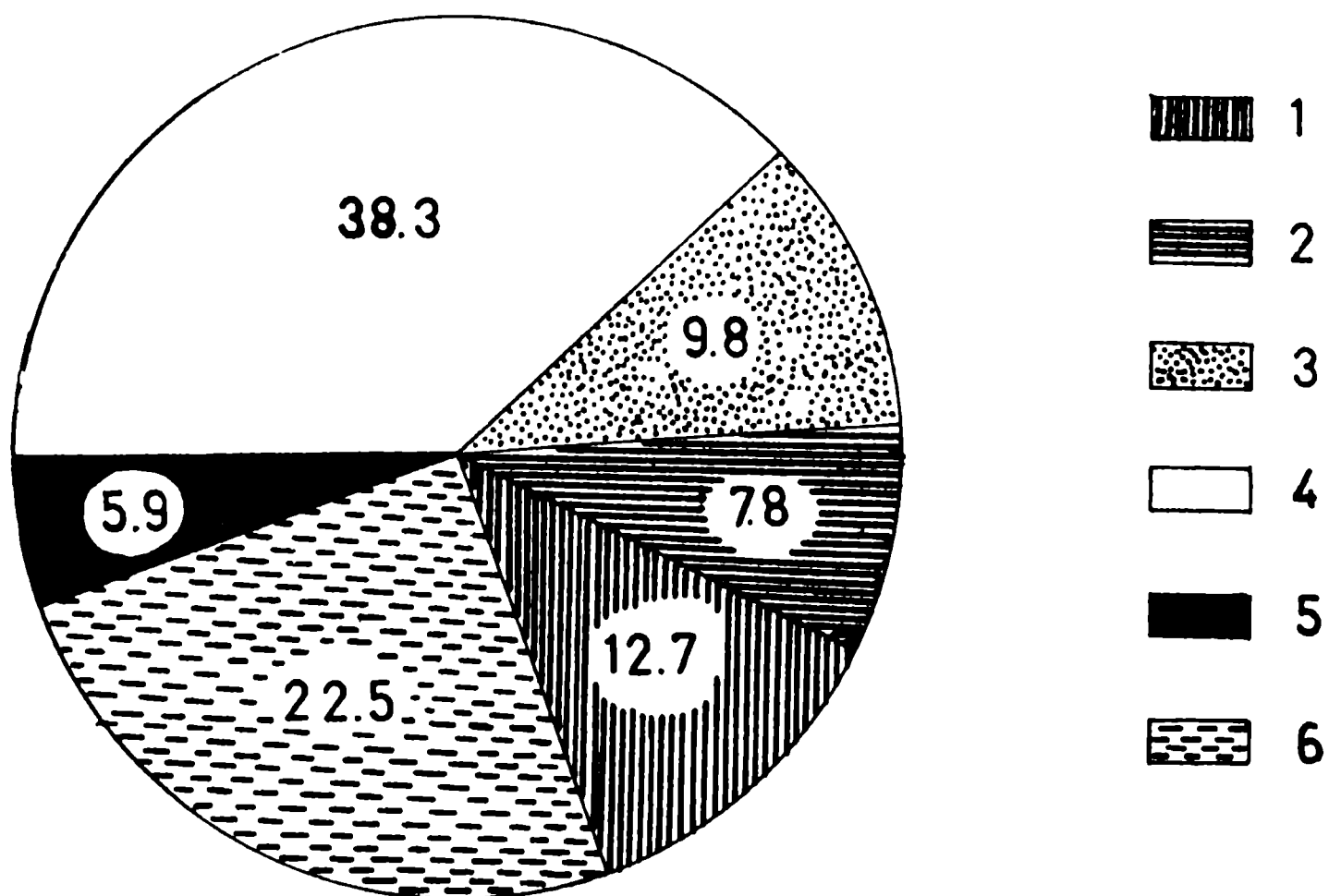


Рис. 11 Биogeографический состав бентоса Мезенского залива, общего числа форм.

1 — атлантические бореальные виды, 2 — амфибореальные виды, 3 — атлантические бореально-арктические виды, 4 — широко распространенные бореально-арктические, 5 — тропическо-арктические виды, 6 — неучтенные формы

Биоценозы и количественное распределение бентоса

Донные биоценозы выделялись по методу В. П. Воробьева (1949), однако, учитывая агрегированность распределения на жестких грунтах некоторых массовых видов, принадлежность отдельных станций к тому или иному биоценозу контролировалась коэффициентами сходства Жаккара и Чекановского. По нашим данным, на акватории Мезенского залива встречаются 5 ассоциаций макробентоса.

В районе наибольшего влияния вод Воронки (у восточного берега о. Моржовец) на двух станциях отмечена ассоциация *Lithothamnion* sp. (рис. 12) Составляющий ее биоценоз распространен на глубинах около 10 м на галечно-гравийных грунтах и омывается наиболее холодными и солеными водами Мезенского залива (табл. 6) В составе биоценоза встречено 34 формы (табл. 7). Видовое разнообразие * составляет 0.5 бит. По биомассе здесь преобладают атлантические бореально-арктические виды (табл. 8). Как и во многих других районах залива, среди животных наибольшую роль играет группировка неподвижных сестонофагов (табл. 9)

Основная часть площади залива занята ассоциацией *Modiolus modiolus* + *Balanus crenatus* (рис. 12). Составляющий ее биоценоз

* Видовое разнообразие вычислялось по формуле Шеннона — Вивера: $H = -\sum_{i=1}^S P_i \log_2 P_i$, где H — видовое разнообразие, P_i — относительное обилие i -го вида (в качестве показателя обилия бралась биомасса), S — число видов.



Рис. 12. Распределение донных биоценозов в Мезенском заливе.

1 Lithothamnion sp. 2 – Modiolus modiolus + Balanus crenatus,
3 Macoma balthica, 4 Tridonta borealis; 5 Porifera + Lyonsia arenosa + Mya truncata.

Таблица 6
Характеристика условий среды в разных биоценозах Мезенского залива

Характеристика	Биоценозы				
	Lithothamnion sp.	Modiolus modiolus + Balanus crenatus	Macoma balthica	Tridonta borealis	Porifera + Lyonsia arenosa + Mya truncata
Глубина, м	9- 11	7 33	0 10	17	11
Температура, ° С	7 8	7—12	13 15	13	9
Соленость, ‰	28	26—29	20 23	24	27
Гранулометрический состав грунта, %:					
камень, галька, гравий	100	67 ± 9	90	29	5
песок	0	28 ± 9	3	33	3
алеврит	0	3 ± 1	4	21	53
пелит	0	2 ± 1	3	17	39
Медианный размер частиц грунта, мм	14	49 ± 23	27	0,6	0,02
Сортированность грунта, %	52	66 ± 6	56	29	58
Содержание воды в тонких фракциях, %	—	31,0 ± 2,1	32,1	41,6	32,3

Состав биоценоза *Lithothamnion* sp.

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м
<i>Lithothamnion</i> sp.	210	—
<i>Porifera</i>	4,2	—
<i>Tonicella marmorea</i>	2,0	36
<i>Mytilus edulis</i>	1,2	2
<i>Balanus crenatus</i>	0,9	22
<i>Hiatella arctica</i>	0,9	10
<i>Stenosemus albus</i>	0,7	24
<i>Phycodris</i> sp.	0,7	—
<i>Styelopsis grossularia</i>	0,5	36
<i>Ptilota plumosa</i>	0,5	—
<i>Spirorbis</i> sp.	0,4	330
<i>Elliptica elliptica</i>	0,3	2
Campanulariidae	0,3	—
<i>Chitinopoma fabricii</i>	0,2	108
Syllidae	0,2	14
<i>Nicomache lumbricalis</i>	0,2	8
<i>Molgula</i> sp.	0,2	4
<i>Rhodine loveni</i>	0,2	2
<i>Boreotrophon clathratus</i>	0,2	2
<i>Nicania montagui</i>	0,1	4
Terrebellidae	0,1	2
Всего	253,4	

Кроме того, в биоценозе встречены *Phyllophora brodiaei*, *Golp hingia margaritacea*, *Harmathoe imbricata*, *Pista maculata*, *Verruca stroemia*, *Margarites groenlandicus*, *Crenella decussata*, *Musculus laevigatus*, *Heteranomia squamula*, *Bryozoa*, *Hemithyris psittacea*, *Ophiopholis aculeata*, *Henricia* sp., *Pteraster militaris*.

Т а б л и ц а 8

Биогеографический состав биоценозов Мезенского залива (% от общей биомассы)

Виды	Биоценозы				
	<i>Lithotham- nion</i> sp.	<i>Modiolus modiolus</i> + <i>Balanus crenatus</i>	<i>Macoma balthica</i>	<i>Tridonta borealis</i>	<i>Porifera</i> + + <i>Lyonsia arenosa</i> + + <i>Mya truncata</i>
Атлантические бореальные	0,4	2,7	0,2	0,0	0,0
Амфибореальные	0,6	51,6	89,2	0,0	0,0
Атлантические бореально- арктические	94,9	0,2	0,5	6,6	0,0
Широко распространенные бореально-арктиче- ские и субтропическо- арктические	2,3	36,3	9,2	71,7	61,0
Неучтенные	1,8	9,2	0,9	21,7	39,0

Трофический состав биоценозов Мезенского залива (% от общей биомассы)

Группировка	Биоценозы				
	Lithothamnion sp.	Modiolus modiolus + Balanus crenatus	Macoma balthica	Tridonta borealis	Porifera + Lyonsia arenosa + Mya truncata
Продуценты	95,2	+	0,0	0,0	0,0
Сестонофаги:					
подвижные	0,1	0,2	+	58,9	50,1
неподвижные	3,8	97,8	17,4	14,9	40,9
Детритофаги:					
собирающие	0,0	0,3	81,9	17,2	6,2
глотающие	+	0,1	0,1	0,0	0,0
Хищники и некрофаги	0,1	1,5	0,4	7,4	2,8
Неучтенные	0,8	0,1	0,2	1,6	0,0

распространен на глубинах свыше 7 м в местах, слабо подверженных опресняющему влиянию рек, на хорошо сортированном преимущественно галечном грунте с относительно низким для Мезенского залива содержанием воды в тонких фракциях (табл. 6). В составе биоценоза встречено 87 форм (табл. 10). Видовое разнообразие составляет 2.1 бит. Основу населения рассматриваемого района Мезенского залива составляют амфибореальные виды, относящиеся к группировке неподвижных сестонофагов (табл. 8, 9).

Биоценоз *Modiolus modiolus* + *Balanus crenatus* представлен в заливе несколькими модификациями, отличающимися соотношением биомасс четырех ведущих форм (табл. 10). В распространении этих модификаций наблюдаются следующие тенденции. На сложном гравием склоне Абрамовского берега преобладает *Modiolus modiolus*, у подножия северо-восточных склонов подводных желобов развивается модификация с повышенными биомассами губок, на вершинах гряд возрастает доля асцидий рода *Molgula*, а на обширных уплощенных участках дна — *Balanus crenatus* (рис. 13). Отметим, что строгой приуроченности этих модификаций к тем или иным типам грунтов не наблюдается.

На литорали западной части Абрамовского берега (Гурьянова, 1957) и в эстуариях рек распространена ассоциация *Macoma balthica*. Судя по описанию Е. Ф. Гурьяновой (1957), литоральные биоценозы этой ассоциации не отличаются сколько-нибудь существенно от таковых во внутренних районах Белого моря. Сублиторальный биоценоз *Macoma balthica*, встреченный нами в эстуарии р. Мезень на двух станциях, заселяет галечные среднесортированные грунты с обычным для Мезенского залива содержанием воды в тонких фракциях и омывается теплыми и опресненными водами (табл. 6). В составе этого биоценоза отмечено лишь 12 видов (табл. 11). Ви-

Состав биоценоза *Modiolus modiolus* + *Balanus crenatus*

Виды	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Modiolus modiolus</i>	180,7 ± 155,2	13,4 ± 11,7	21*
<i>Balanus crenatus</i>	105,0 ± 88,9	2607,5 ± 1612,2	100
Porifera	27,3 ± 11,2	±	93
<i>Molgula</i> sp.	15,9 ± 9,8	16,6 ± 5,7	64
<i>Didemnum albidum</i>	5,7 ± 3,6	—	29
<i>Mytilus edulis</i>	5,4 ± 5,0	1,3 ± 0,6	29
<i>Styella coriacea</i>	4,7 ± 1,8	29,8 ± 10,2	50
<i>Styella rustica</i>	2,9 ± 1,5	14,1 ± 7,6	43
<i>Verruca stroemia</i>	1,9 ± 1,5	173,5 ± 155,2	57
<i>Styellopsis grossularia</i>	1,3 ± 0,6	72,2 ± 30,6	79
<i>Pagurus pubescens</i>	1,2 ± 1,0	0,4 ± 0,3	14
<i>Buccinum undatum</i>	0,9 ± 0,9	0,4 ± 0,2	14
<i>Crossater papposus</i>	0,8 ± 0,8	1,4 ± 0,6	29
<i>Musculus niger</i>	0,7 ± 0,6	2,6 ± 1,2	29
<i>Hiatella arctica</i>	0,6 ± 0,3	7,1 ± 2,4	57
<i>Synoicum pulmonaria</i>	0,6 ± 0,6	—	7
<i>Stenosemus albus</i>	0,5 ± 0,1	12,1 ± 2,6	86
<i>Boreotrophon clathratus</i>	0,5 ± 0,4	2,3 ± 1,0	36
<i>Hudrallmania falcata</i>	0,5 ± 0,4	—	29
Всего:	363,2 ± 183,7		

* Низкое значение встречаемости доминирующего вида объясняется агрегированностью его распределителя и сопоставимостью размеров друз *Modiolus modiolus* с площадью захвата дночерпателя.

Кроме того, в биоценозе встречены *Phycodris* sp., *Phyllophora brodiaei*, *Actiniaria*, *Periginimus roseus*, *Tubularia* sp., *Campanulariidae*, *Obelia* sp., *Lafoea* sp., *Sertulariidae*, *Notoplana atomata*, *Lepidonotus squamatus*, *Harmathoe imbricata*, *Phyllodocidae*, *Phyllodoce maculata*, *Syllidae*, *Nereis* sp., *Nephtys* sp., *Scoloplos armiger*, *Spionidae*, *Spio filicornis*, *Cirratulidae*, *Brada* sp., *Travisia forbesi*, *Ophelia limacina*, *Maldanidae*, *Rhodine loveni*, *Nicomache lumbricalis*, *Nicomache minor*, *Ampharetidae*, *Terrebellidae*, *Terrebellides stroemi*, *Pista maculata*, *Sabellidae*, *Sirorbis* spp., *Chitinopoma fabricii*, *Diastylis sulcata*, *Leucon nasicoideus*, *Gammaroidea*, *Hyas araneus*, *Tonicella marmorea*, *Problacmaea rubella*, *Margarites groenlandicus*, *Margarites olivaceus*, *Trichotropis borealis*, *Cryptonatica clausa*, *Velutina velutina*, *Boreotrophon truncatus*, *Neptunea despecta*, *Admete couthouyi*, *Onchidorididae*, *Cadlina laevis*, *Nuculana pernula*, *Crenella decussata*, *Musculus discors*, *Musculus laevigatus*, *Heteranomia squamula*, *Nicania montagui*, *Elliptica elliptica*, *Tridonta borealis*, *Bryozoa*, *Kamptozoa*, *Asteroidea*, *Henricia* sp., *Holothuroidea*, *Psolus phantapus*, *Boltenia echinata*.

довое разнообразие составляет 1.0 бит. Как и в предыдущей ассоциации, по биомассе здесь преобладают амфибореальные виды, однако значительная их часть принадлежит к трофической группировке собирающих детритофагов (табл. 8, 9). Отметим, что в эстуарном биоценозе *Macoma balthica* найден характерный представитель эстуарно-арктического комплекса *Saduria entomon*.

Между последними двумя рассмотренными ассоциациями располагаются экотонные биоценозы, отличающиеся на порядок более

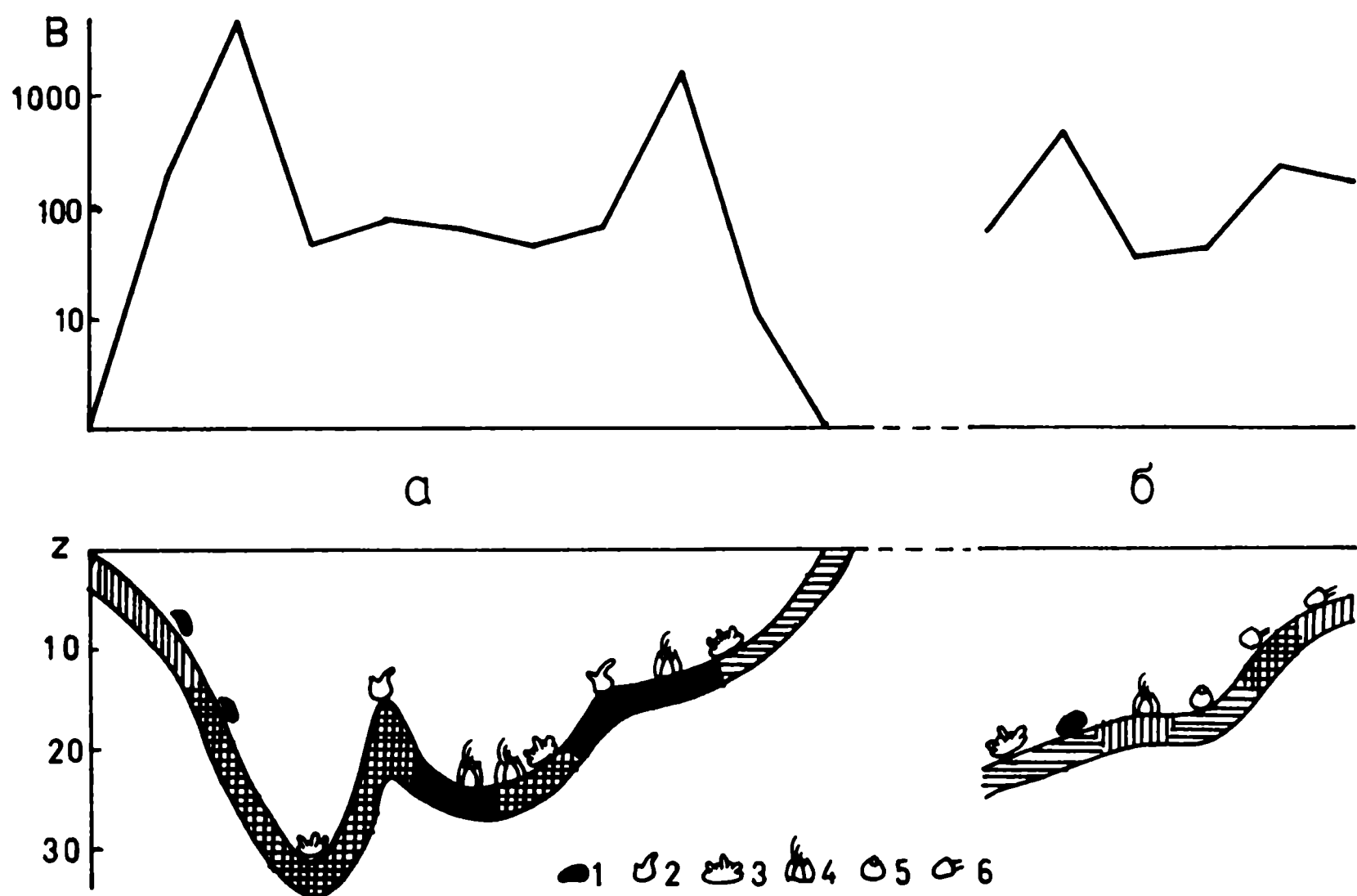


Рис. 13. Распределение биомасс (вверху) и руководящих форм (внизу) на поперечном (а) и продольном (б) разрезах через Мезенский залив.

1 — *Modiolus modiolus*; 2 — *Ascidia*; 3 — *Porifera*; 4 — *Balanus crenatus*; 5 — *Tridonta borealis*, 6 — *Macoma balthica*. По осям ординат вверху — биомасса, г/м²; внизу — глубина, м. Обозначены типы грунта как на рис. 5.

низкой биомассой и высоким видовым разнообразием. В отличие от всех рассмотренных выше ассоциаций в этих биоценозах преобладают эврибионтные широко распространенные бореально-арктические виды (табл. 8). Ярко выраженного преобладания той или иной трофической группировки в них не наблюдается, однако можно отметить, что преимущественное развитие здесь получают подвижные сестонофаги. Несколько хуже представлены неподвижные сестонофаги и собирающие детритофаги (табл. 9). В местах распростра-

Таблица 11

Состав биоценоза *Macoma balthica*

Виды	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз/м ²
<i>Macoma balthica</i>	149,0	132
<i>Obelia</i> sp.	16,0	—
<i>Mytilus edulis</i>	13,3	6
Bryozoa	1,4	—
<i>Saduria entomon</i>	0,8	2
Ampharetidae	0,3	6
<i>Littorina saxatilis</i>	0,3	4
<i>Terrebellides stroemi</i>	0,1	2
<i>Arenicola marina</i>	0,1	2
<i>Elliptica elliptica</i>	0,1	1
<i>Corophium</i> sp.	0,04	6
<i>Scoloplos armiger</i>	0,02	4
Всего	182,0	

Состав биоценоза *Tridonta borealis*

В и д ы	Биомасса, г/м ²	Плотность посе- ления, экз./м ²
<i>Tridonta borealis</i>	18,2	12
<i>Macoma calcaria</i>	5,6	8
Porifera	4,0	—
<i>Elliptica elliptica</i>	2,8	24
<i>Nereis sp.</i>	1,9	8
Ampharetidae	0,5	32
<i>Harmathoe imbricata</i>	0,5	16
<i>Corophium sp.</i>	0,4	120
<i>Balanus crenatus</i>	0,4	8
<i>Terrebellides stroemi</i>	0,3	12
Cirratulidae	0,2	28
Gammaroidea	0,2	8
Actiniaria	0,2	4
Spionidae	0,1	12
Maldanidae	0,05	16
Nemertini	0,03	4
Terrebellidae	0,02	4
<i>Musculus niger</i>	0,01	4
Всего	34,8	

нения экотонных биоценозов отмечены грунты с высоким содержанием тонкодисперсных фракций (табл. 6). Нами обнаружены две области экотона. Одна из них расположена вблизи эстуария реки Мезени и представлена биоценозом *Tridonta borealis* (табл. 12). Этот биоценоз, отделяющий сублиторальное поселение *Macoma balthica* от ассоциации *Modiolus modiolus*, встречен на довольно крутом склоне, сложенном песчаным грунтом (рис. 12; 13, б). Видовое разнообразие здесь составляет 2.3 бит. Другой экотонный биоценоз расположен вблизи устья р. Койда (рис. 12). В качестве доминантных видов в нем выступают губки, *Lyonsia arenosa* и *Mya truncata* (табл. 13). Пологое дно здесь сложено, судя по гранулометрическому составу, главным образом алевритами и пелитами, однако они представлены выходами древней плотно спрессованной красной глины. Постоянно размываемые донными течениями эти породы устилают дно плитками различной конфигурации размерами более 10 мм. Свободных же пелитовых и алевритовых частиц в составе грунта почти нет, а более крупные твердые гранулы в основном представлены окаменевшими остатками палеозойских морских животных. Отметим, что многие плитки пронизаны ходами *Zirfaea crispata*. Видовое разнообразие в биоценозе Porifera + *Lyonsia arenosa* + *Mya truncata* составляет 2.5 бит.

Распространение отдельных биоценозов в Мезенском заливе находится в хорошем соответствии с гидрологическими и эдафическими условиями. Действительно, в наиболее прозрачных водах, поступающих из Воронки, развивается биоценоз с преобладанием продуцентов. Галечно-гравийные грунты при обычных для Белого моря соленостях и высоких летних температурах, как и следовало ожидать,

Состав биоценоза *Porifera* + *Lyonsia arenosa* + *Mya truncata*

Виды	Биомасса, г/м ²	Плотность лещия, экз
<i>Porifera</i>	4,6	—
<i>Lyonsia arenosa</i>	3,6	20
<i>Mya truncata</i>	1,9	6
<i>Nicania montagui</i>	0,5	16
<i>Musculus niger</i>	0,5	12
<i>Stenosemus albus</i>	0,5	4
<i>Margarites olivaceus</i>	0,3	28
<i>Cryptonatica clausa</i>	0,3	4
<i>Crenella decussata</i>	0,2	32
<i>Thracia myopsis</i>	0,2	4
Всего	12,6	

Кроме того, в биоценозе встречены Sertulariidae, Polychaeta, *Balanus crenatus*, Gammaroidea, *Buccinum undatum*.

заселены теплолюбивыми, относительно эврибионтными амфибореальными неподвижными сестонофагами.

В хорошо прогреваемом куту залива также преобладают амфибореальные формы, способные выдержать значительное опреснение. Как и во внутренних частях Белого моря, такими видами являются *Macoma balthica*, *Mytilus edulis* и *Obelia* sp., встречающиеся обычно на литорали. Что касается экотонного биоценоза *Tridonta borealis*, то он приурочен, по-видимому, к району столкновения стока р. Мезень и поднимающегося вверх по склону противотечения. Такие гидродинамические условия приводят к возникновению вертикальной циркуляции вод, и, как следствие, к осаждению песчаных фракций, благоприятствующих развитию инфауны. Последняя отфильтровывает несомые течением менее плотные и потому не оседающие частицы детрита. Мощная приливная волна, усиливающаяся в районе крутого склона, изменяя описанную гидродинамическую картину, приводит к значительным суточным колебаниями условий. В результате здесь поселяются в основном широко распространенные эврибионтные виды.

В районе наиболее сильного влияния сточного беломорского течения, так же, как и в Горле, преимущественное развитие получают арктическо-бореальные формы. Описанные выше эдафические условия здесь препятствуют, с одной стороны, поселению прикрепленных фильтраторов, а с другой — как глотающих, так и собирающих детритофагов. Ограничения, накладываемые на бентос своеобразием структуры морского дна и гидрологии, приводят к доминированию таких несхожих по своей экологии форм, как эпифаунные губки и зарывающиеся двустворчатые моллюски. Следует отметить, что все группы бентоса в этом биоценозе, включая доминантные формы, угнетены и их биомассы крайне не велики.

Биомасса бентоса без учета агрегированно распределенных форм в Мезенском заливе практически не связана с глубиной (рис. 13). Наиболее бедные участки ($12\text{—}14\text{ г/м}^2$) приурочены к зонам интенсивного волнового воздействия. Биомассы от 33 до 61 г/м^2 отмечены, с одной стороны, в халистатической области центра залива, а с другой — в описанных выше местах значительных вертикальных токов. Наиболее богатые участки ($169\text{—}350\text{ г/м}^2$) расположены в районах постоянных течений, либо общего циркуляционного, либо сточного р. Мезень.

В целом общая биомасса в Мезенском заливе в среднем составляет около 300 г/м^2 . Эта величина вдвое превышает биомассы в Горле (170 г/м^2), но почти на порядок ниже, чем в Онежском заливе (около 2 кг/м^2) (Наумов и др., 1982; Луканин и др., 1984). Крайне слабое развитие продуцентов (Гурьянова, 1957; Киселев, 1957; наши данные) и количественная бедность зоопланктона (Камшилов, 1957) заставляют считать экосистемы Мезенского залива практически целиком зависимыми от приноса аллохтонной органики. Органическое вещество терригенного происхождения доставляется в донные биоценозы благодаря обильному береговому стоку и интенсивной волновой абразии. Учитывая тот факт, что берега залива сложены главным образом торфяниками, а объем воды, несомый реками, равен половине объема рассматриваемой акватории, можно считать этот источник питательных веществ основным. Дополнительно органика поступает с течениями из Горла и Воронки.

Седвазия в Мезенском заливе

Во время работы в Мезенском заливе нами были продолжены наблюдения над обрастанием живых двустворчатых моллюсков, начатые прежде на материале Онежского залива (Наумов, Федяков, 1985 а, б, в). Из крупных *Bivalvia*, подверженных обросту, был встречен только *Modiolus modiolus*. Изучено 42 экз., из них 29 обросших. Интересно, что за исключением *Bryozoa* и *Chitinopoma fabricii* основу оброста составляют те же группы, которые играют важную роль в биоценозе *Modiolus modiolus* + *Balanus crenatus*.

Возрастная динамика экстенсивности седвазии представлена на рис. 14. Она мало чем отличается от картины, наблюдавшейся в Онежском заливе. Интерес представляет динамика интенсивности седвазии (рис. 15). Видно, что на створках *Modiolus modiolus* в Мезенском заливе с возрастом происходит смена лидирующих форм. Такая картина в Онежском заливе была характерна лишь для *Chlamys islandicus*. Сходство с сукцессией, проходящей на створках гребешка, здесь очень большое. Так же вначале доминируют серпулиды, вытесняемые затем усоногими ракообразными. Аналогично протекает и обрастание губками, которые достигают максимума развития на раковинах моллюсков, достигших приблизительно половины дефинитивного размера, а затем подвергаются угнетению. Из отличий следует отметить отсутствие в обрастании двустворок

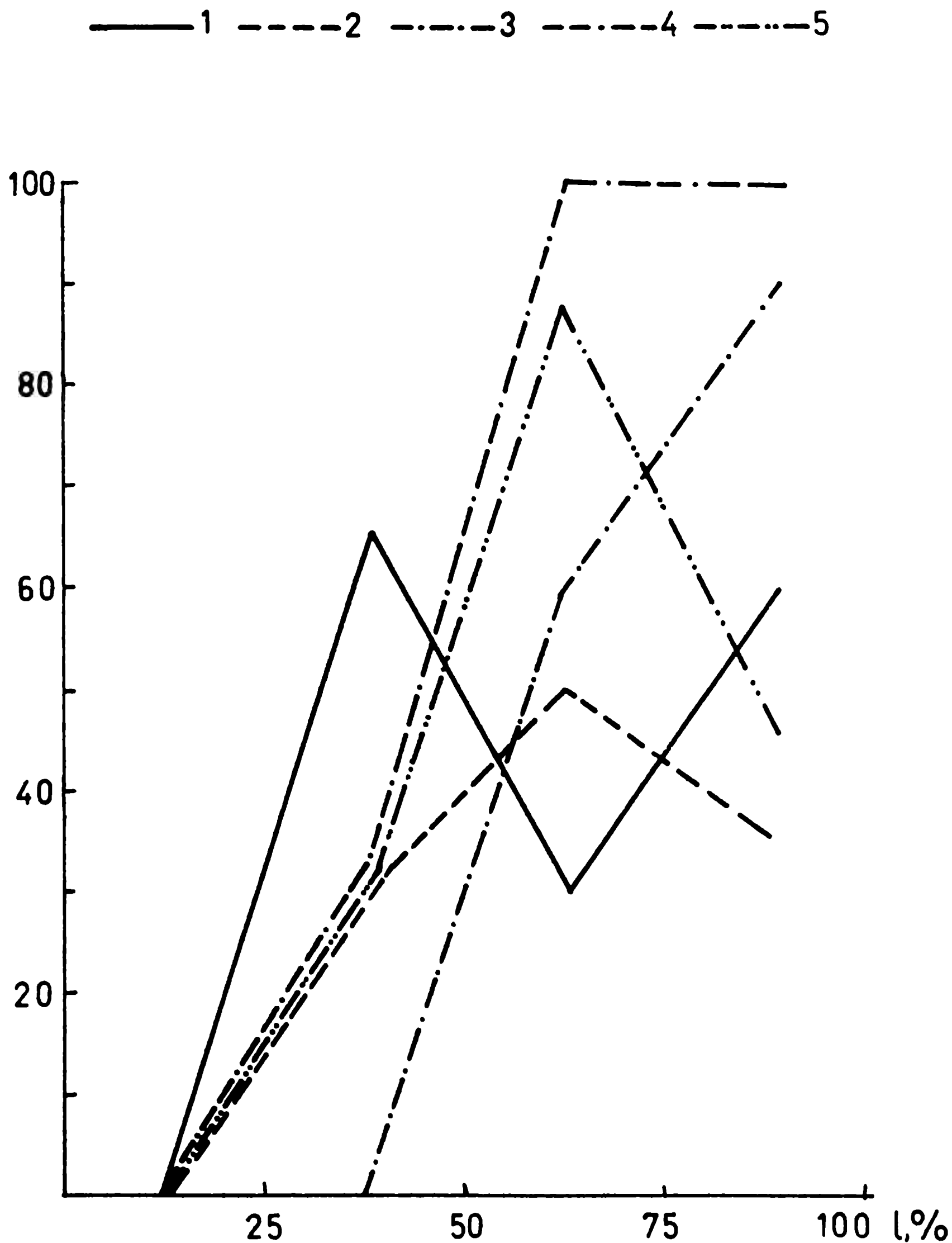


Рис. 14. Зависимость экстенсивности седвазии от длины раковины *Modiolus modiolus* в Мезенском заливе.

1 — Porifera; 2 — *Chitinopoma fabricii*; 3 — *Balanus crenatus*; 4 — Bryozoa, 5 — Ascidia. По оси абсцисс — длина раковины моллюсков, % от максимальной длины; по оси ординат — экстенсивность седвазии, %.

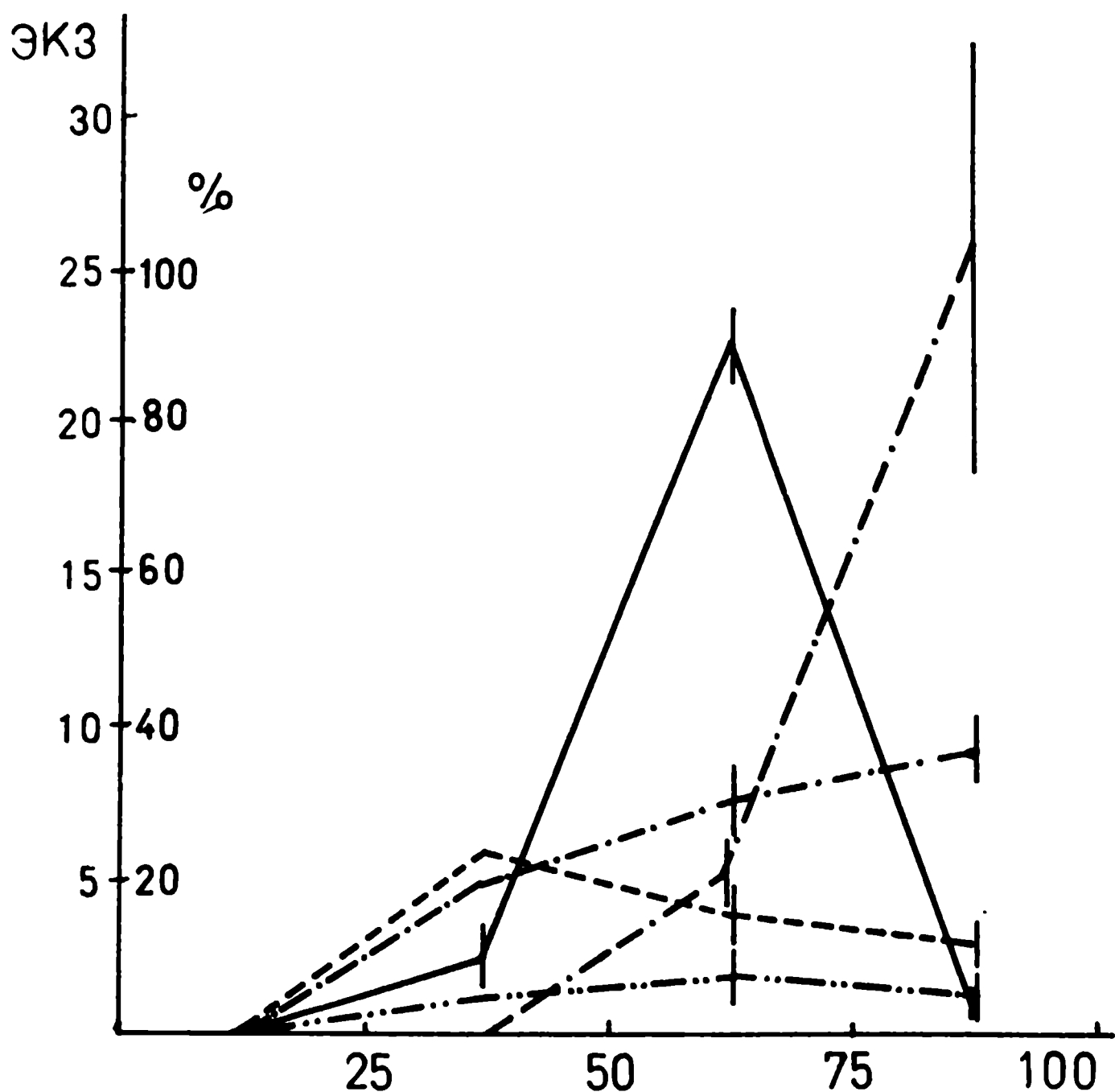


Рис. 15. Зависимость интенсивности седвазии разных групп от длины раковины *Modiolus modiolus* в Мезенском заливе.

По оси абсцисс — длина раковины моллюсков, % от максимальной длины, по оси ординат — экстенсивность седвазии, экз./раковину (для *Chitinopoma fabricii*, *Balanus crenatus* и *Ascidia*) и % от площади субстрата (для *Pogifera* и *Bryozoa*). Остальные обозначения как на рис. 12

Мезенского залива гидроидов, столь характерных для седвазии в Онежском (Наумов, Федяков, 1985 в) заливе и Баренцевом море (Денисенко, Савинов, 1984).

Заключение

В результате проведенного исследования выяснилось, что, несмотря на то, что Мезенский залив отделен от основной акватории Белого моря Горлом, имеющим, как известно, специфический, так называемый речной режим (Дерюгин, 1928; Тимонов, 1950), его фауна мало чем отличается от фауны многих внутренних участков. Биоценозы, подобные найденным в этом заливе, можно встретить на значительной поверхности дна северной части Онежского залива, а также во многих местах Кандалакшского, как, например, при входе в губу Колвица. Близкие сообщества обнаружены и в Горле. Видимо, для развития биоценозов такого типа требуются специфические условия, а именно: относительно ровное песчаное, гравийное или каменистое дно, сравнительно небольшие глубины и интенсивные гидродинамические процессы, приводящие, с одной стороны, к гомотермии и гомогалинности, а с другой — препятствующие накоплению мелкодисперсного осадочного материала. Таким образом, при-

чины специфики беломорской фауны следует искать не только в изолирующем режиме Горла который сказывается, по-видимому, лишь на глубоководном населении, обитающем на алевро-пелитовых илах. Для мелководных же видов эпифауны жестких грунтов непреодолимый барьер расположен, вероятно, в пределах Воронки, где, по-видимому, влияние холодных арктических вод не дает современному бореальному населению прибрежий Мурмана проникнуть в Белое море. Окончательный ответ на этот вопрос дадут дальнейшие исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- Арсеньева Н. Я. Пространственно-временная изменчивость температуры воды в прибрежной зоне Баренцева, Белого и Балтийского морей.— Тр. Гос. океаногр. ин-та, 1972, вып. 110, с. 19—36.
- Бруевич С. В. Гидрохимические исследования Белого моря.— Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1960, т. 42, с. 199—254.
- Воробьев В. П. Бентос Азовского моря.— Тр. Аз.-Чер. науч.-иссл. ин-та мор. рыбн. хоз-ва и океанографии, 1949, вып. 13, с. 1—194.
- Гурьянова Е. Ф. Краткие результаты гидробиологических исследований Мезенского залива летом 1952 года.— Матер. по комплексн. изучению Белого моря, вып. 1, М.— Л., изд-во АН СССР, 1957, с. 252—281.
- Денисенко С. Г., Савинов В. М. Обрастания исландского гребешка в районе Семи Островов Восточного Мурмана.— В кн.: Бентос Баренцева моря. Распределение, экология и структура популяций. Апатиты, изд. ММБИ 1984, с. 102—112.
- Дерюгин К. М. Фауна Белого моря и условия ее существования.— Исслед. морей СССР, 1928, № 7—8, с. 1—511.
- Зубов Н. Н. Динамическая океанология. М.— Л., Гидрометеиздат, 1947.
- Камшилов М. М. Некоторые новые данные о зоопланктоне Белого моря.— Матер. по комплексн. изучению Белого моря, вып. 1, М.— Л., изд-во АН СССР, 1957, с. 305—314.
- Киселев И. А. Особенности распределения фитопланктона в Белом море.— Матер. по комплексн. изучению Белого моря. Вып. 1. М.— Л., изд-во АН СССР, 1957, с. 282—304.
- Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. Количественное распределение бентоса в Горле Белого моря.— В кн.: Природная среда и биологические ресурсы морей и океанов. Л., изд. Географ. о-ва СССР, 1984, с. 120—121.
- Наумов А. Д., Луканин В. В., Ошурков В. В., Федяков В. В. Сообщества бентоса северо-западной части Онежского залива Белого моря.— В кн.: Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Л., изд. Зоол. ин-та, 1982, с. 65—66.
- Наумов А. Д., Федяков В. В. Макрообрастания раковин мидий в Белом море. В кн. Исследование мидий Белого моря. Л., изд. Зоол. ин-та, 1985, с. 70—77.
- Наумов А. Д., Федяков В. В. Роль некоторых видов двустворчатых моллюсков в распределении сессильных гидробионтов в сублиторали Онежского залива Белого моря.— В кн.: Экология обрастания в Белом море. Л., изд. Зоол. ин-та, 1985, с. 29—34.
- Наумов А. Д., Федяков В. В. Макрообрастания раковин некоторых видов двустворчатых моллюсков в сублиторали Онежского залива Белого моря.— В кн.: Экология обрастания в Белом море. Л., изд. Зоол. ин-та, 1985, с. 35—43.
- Невесский Е. Н., Медведев В. С., Калинин В. В. Белое море. Седиментогенез и история развития в голоцене. М., Наука, 1977, 236 с.
- Тимонов В. В. Главные особенности гидрологического режима Белого моря.— В кн.: Памяти Ю. М. Шокальского. Ч. 2. М.— Л., изд-во АН СССР, 1950, с. 206—235.
- Трофимов А. В., Голубчик Я. Л. Предвесенний гидрохимический режим Белого моря.— Тр. Гос. Океаногр. ин-та, 1947, вып. 1, с. 132—154.
- Черновская Е. Н. Некоторые сведения по термике и гидрохимии Мезенского залива. Тр. Мурман. биол. станции, 1958, вып. 4, с. 165—171.
- Энгельгардт А. П. Русский Север: путевые записки. СПб., изд-во А. С. Суворина, 1897, 262 с.

БИОЦЕНОЗЫ ГУБЫ КОЛВИЦА КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ

А. Д. Наумов, А. И. Бабков, В. В. Федяков

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Известно, что донная фауна локальных депрессий дна существенно отличается от фауны на соответствующих глубинах основной акватории (Андрияшев, 1974). Наиболее резко эти различия проявляются при изучении внутриконтинентальных водоемов, отделенных порогом и расположенных в районе границ биогеографических областей (Книпович, 1893; Гурьянова, Ушаков, 1928; Гурвич, 1934; Thorson, 1934 и др.). Одним из самых крупных в мире водоемов подобного типа является Белое море, представляющее собой по сути дела ковшевую лагуну Баренцева. В то же время в пределах самого Белого моря встречается большое количество ковшей и лагун второго и даже третьего порядков, изучение которых началось еще в конце прошлого века (Книпович, 1893).

Особенности гидрологии и связанный с ними общий характер распределения жизни позволяют рассматривать беломорские губы ковшевого типа как миниатюрные модели, на которых удобно решать целый ряд проблем, связанных с зональностью фауны во внутренних районах Белого моря (Наумов, 1979; Наумов, Ошурков, 1982). К настоящему времени достаточно тщательно изучено донное население в губах Долгая Большого Соловецкого острова (Книпович, 1893; Ливанов, 1911; Чуднов, 1926; Наумов, Ошурков, 1982), Бабье море (Гурвич, 1934; Гурвич, Соколова, 1939), Канда (Галкина и др., 1963), Лов (Наумов, 1979), Палкина (Голиков и др., 1982) и локальных депрессиях кутовой части Кандалакшского залива (Нинбург и др., 1975). Между тем, самая большая и глубокая губа Колвица, отделенная не узким порогом, а обширным мелководьем, и расположенная в зоне наибольшего тектонического поднятия, до сих пор практически не была затронута исследованиями.

Материал и методика исследований

Предлагаемая статья написана по материалам, собранным в ходе экспедиций Беломорской биологической станции Зоологического института АН СССР на НИС «Картеш» к «Ладога». Гидрологические наблюдения, включавшие измерения температуры и солености

воды, проводились в 1974—1977, 1979 и 1984 гг. Всего взяты 33 станции от литорали до максимальных глубин, сгруппированных в 2 разреза (рис. 1).

Методика работ подробно описана в нашей статье «Гидрологическая и биоценотическая характеристика Мезенского залива Белого моря» (см. наст. сб.).

Общая характеристика и геоморфология губы Колвица

Губа Колвица (рис. 1), расположенная в северо-западной части Кандалакшского залива Белого моря, представляет собой фиорд, простирающийся от мысов Дмитриев и Колвица в восток-северо-восточном направлении на расстояние около 8 км. Ширина губы почти на всем ее протяжении составляет около 1 км. Общая площадь — 10 км². Берега обрывистые и высокие: некоторые отметки высот превосходят 500 м.

От основной акватории Кандалакшского залива губа Колвица отделена обширным мелководьем, представляющим собой конечную морену осциллировавшего ледникового языка (Невесский и др., 1977). В настоящее время глубина предустьевого порога в среднем составляет 15 м. В самой губе глубины достигают 70 м. Как отмечает Е. Н. Невесский с соавторами (1977), ложбина фиорда образовалась в результате выпахивающей деятельности льда и таким образом представляет собой ледниковый трог. Профиль поперечного разреза губы — крутой свал у берегов и уплощенное дно — весьма характерны для образования подобного рода. Долина Колвицы занимает древнюю протерозойскую складку земной коры и сложена в основном гнейсо-гранитами (Кошечкин, 1979).

Как уже говорилось, губа Колвица находится в зоне интенсивного (в среднем за голоцен 8 мм в год) тектонического поднятия (Кошечкин, 1968). В результате на склонах берегов отчетливо видны расположенные друг над другом абразионные террасы, образовавшиеся в периоды морских трансгрессий (Арманд, Самсонова, 1969), причем верхняя абразионная ступень расположена на 140 м над уровнем моря. Ни одна из этих террас не имеет ничего общего с плечом трога, которое находится на высоте около 300—400 м и никогда (по крайней мере в четвертичный период) не заливалось водой.

В куту губы Колвица расположена вторая котловина с глубинами, достигающими 40 м, отделенная десятиметровым порогом. В отличие от входной котловины, склоны которой повсюду приблизительно одинаковой крутизны, дно кутовой имеет вид резкого свала у порога и полого поднимается по направлению к куту. Такой профиль вызван интенсивной аккумуляцией наносов впадающей в губу р. Колвица. Она вытекает из расположенного неподалеку Колвицкого озера, которое, по-видимому, в недавнем геологическом прошлом представляло собой еще один, третий по счету морской ковш в пределах древнего разлома *

* Отметим, что стадию «морского ковша» обязательно проходят все реликтовые озера.

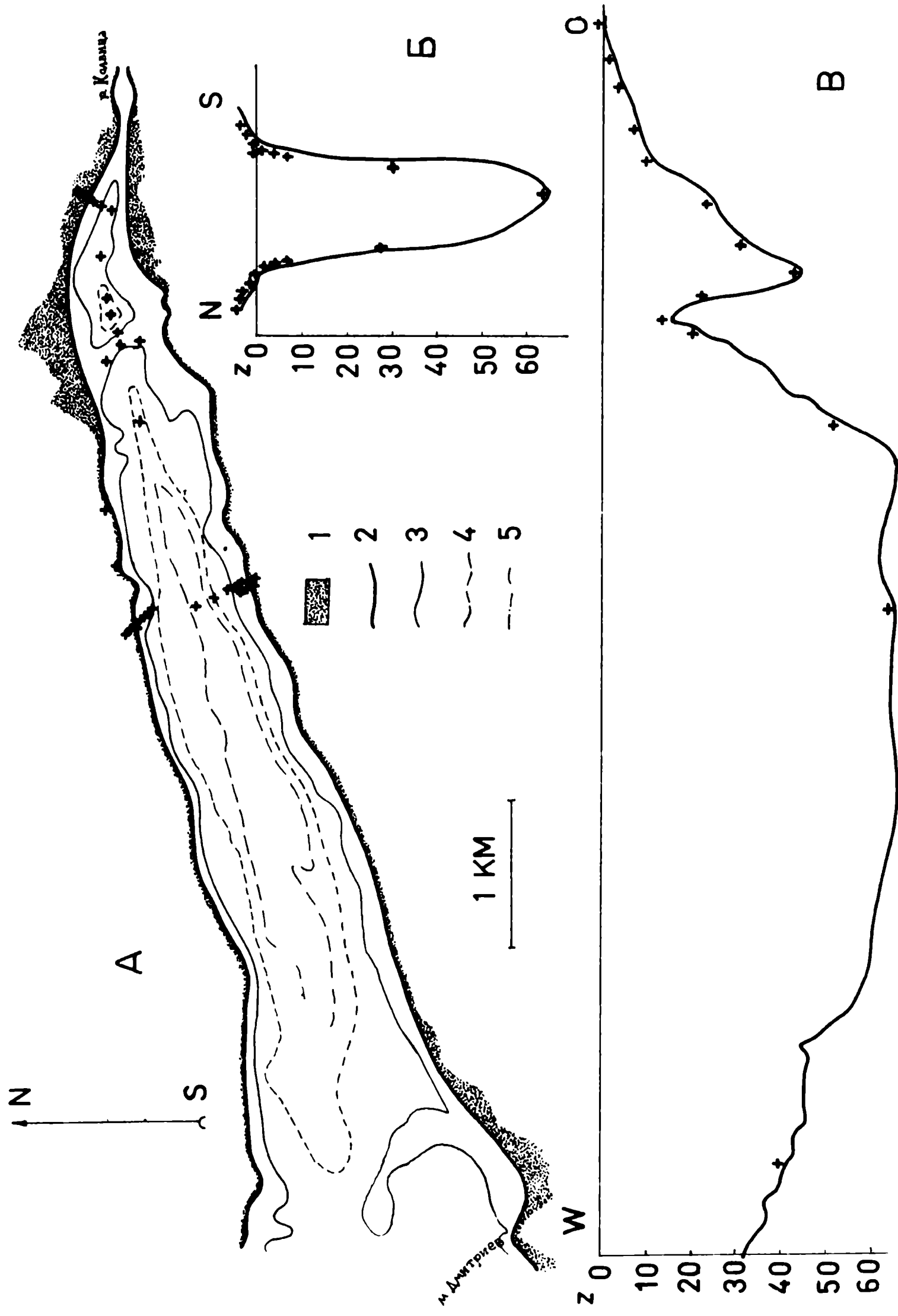


Рис. 1. Схема района исследований.

А) расположение станций на акватории губы Колвица (1 — осушенная полоса; 2—5 — изобаты) Б — схема поперечного разреза, В — схема продольного разреза. По осям ординат — глубины, м, станции отмечены крестиками.

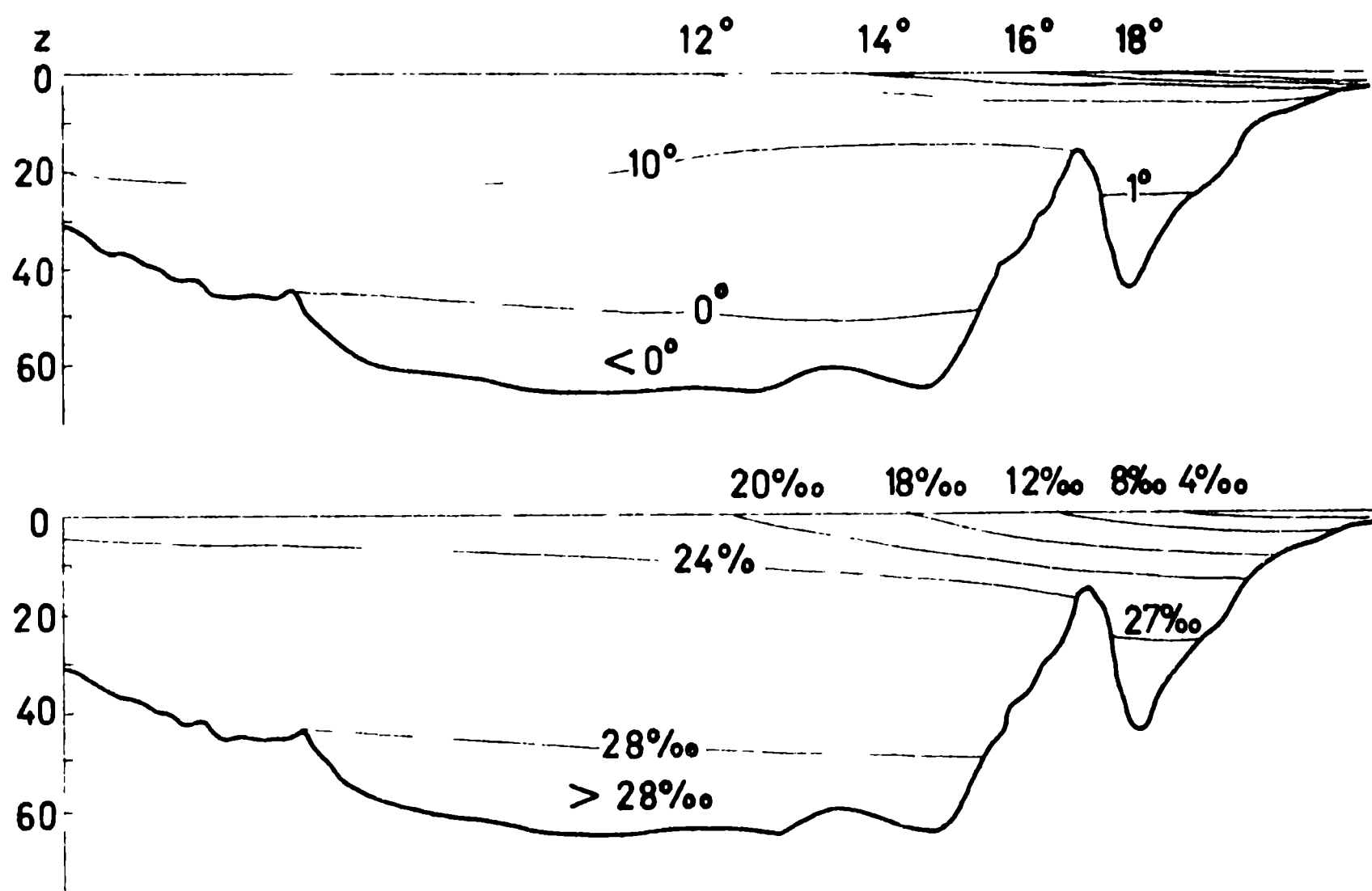


Рис. 2. Распределение температуры ($^{\circ}\text{C}$, *вверху*) и солености (‰ , *внизу*) в августе на продольном разрезе губы Колвица.

По осям ординат — глубина, м

Интересно, что многие ковшевые губы Кандалакшского берега Белого моря имеют строение, сходное с Колвицей. Если считать, что само море представляет собой ковш первого порядка, то из ковшей второго и третьего порядков построены губы Лов, Пильская и Падан (в последней ковш второго порядка выражен нечетко). Можно предположить, что котловины таких губ возникали во времена задержек в отступлении ледника, когда его концевые языки осциллировали в бережных отделах разломов. Краевые морены этих языков формировали пороги, внутренние из которых, как правило, более высокие и узкие. Глубины кутовых ковшей меньше не только за счет общего наклона кристаллического фундамента, но и благодаря более интенсивной седиментации.

Температура и соленость воды

В губе Колвица наблюдается характерное для подавляющего большинства беломорских губ закономерное повышение температуры и снижение солености по направлению к кутовой части (рис. 2). При этом в куту межгодовые колебания температуры воды на поверхности в августе превышают 10° , а солености — 20‰ . Амплитуда колебаний тех же величин в устьевой части значительно меньше. По температуре она составляет 6.5° а по солености — всего лишь 2.2‰ (табл. 1).

Судя по нашим данным, водообмен губы осуществляется за счет мощного пресного стока вод р. Колвица вдоль северного берега.

Гидрологическая характеристика поверхностных вод губы Колвица в августе

/ Значения	Температура, °С		Соленость, ‰	
	устьевой части	кутовой части	устьевой части	кутовой части
Межгодовой средней	11,8	12,7	21,1	18,0
Минимума	8,9	9,0	19,8	2,2
Максимума	15,4	19,3	22,0	23,0

Компенсаторное течение, несущее относительно холодные и соленые воды, входит в губу со стороны мыса Дмитриева и распространяется вдоль южного берега. Скорость этих течений достигает 1 узла. Описанный механизм водообмена определяет различия термогалинного режима поверхностных слоев прибрежных вод. Так, 18 августа 1984 г. вблизи северного берега губы температура воды была 11.1°, а соленость — 16.2‰. В то же время у южного берега эти характеристики равнялись соответственно 9.0° и 23.6‰.

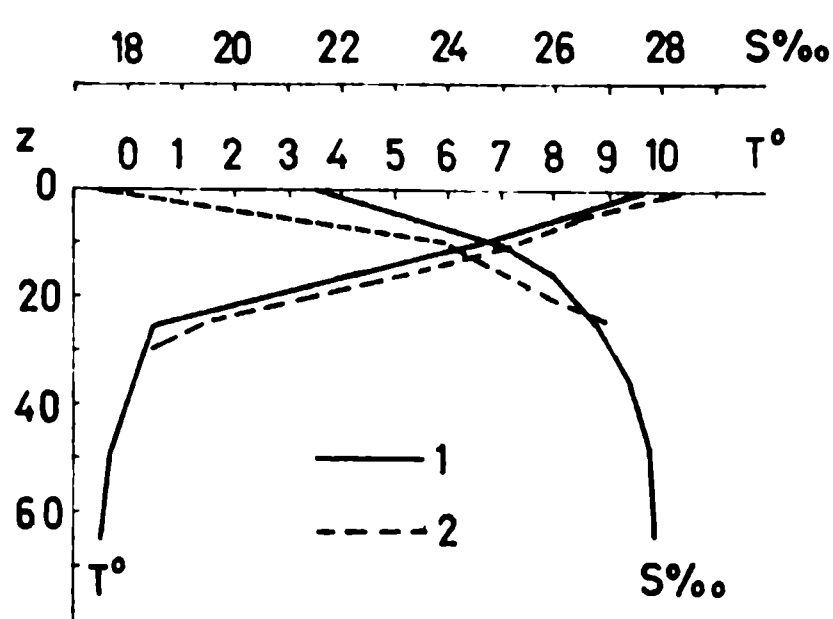


Рис. 3. Зависимость температуры (T , °C) и солености (S , ‰) воды в августе во входной (1) и кутовой (2) котловинах губы Колвица от глубины (z , м).

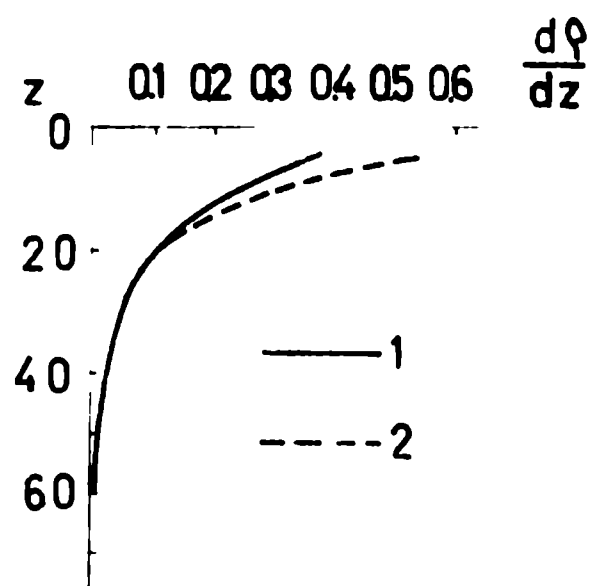


Рис. 4. Зависимость градиента плотности ($d\rho/dz$, г/см³·м⁻¹) вод Колвицы в августе от глубины. Обозначения как на рис.

Воды губы Колвица, как это характерно для очень многих губ ковшевого типа, резко стратифицированы по вертикали. На поверхности температуры и соленость близки к тому, что наблюдается на прилежащей к Колвице акватории, а на глубинах обеих ковшей вода имеет термогалинные характеристики, аналогичные таковым Центрального желоба (рис. 2, 3). При этом для слоев, расположенных глубже 25 м, свойственна изотермия (dT/dz менее 0.01° C/м).

Как видно из рис. 4, наибольшим вертикальным градиентом плотности обладают поверхностные воды до глубины приблизительно 25 м. В более глубоких слоях наблюдается постепенное снижение градиента, причем у дна входной котловины, начиная с 50 м, устанавливается изопикничность в понимании А. Д. Щербина (1976), т. е. $d\rho/dz$ менее 0.005 усл. ед./м.

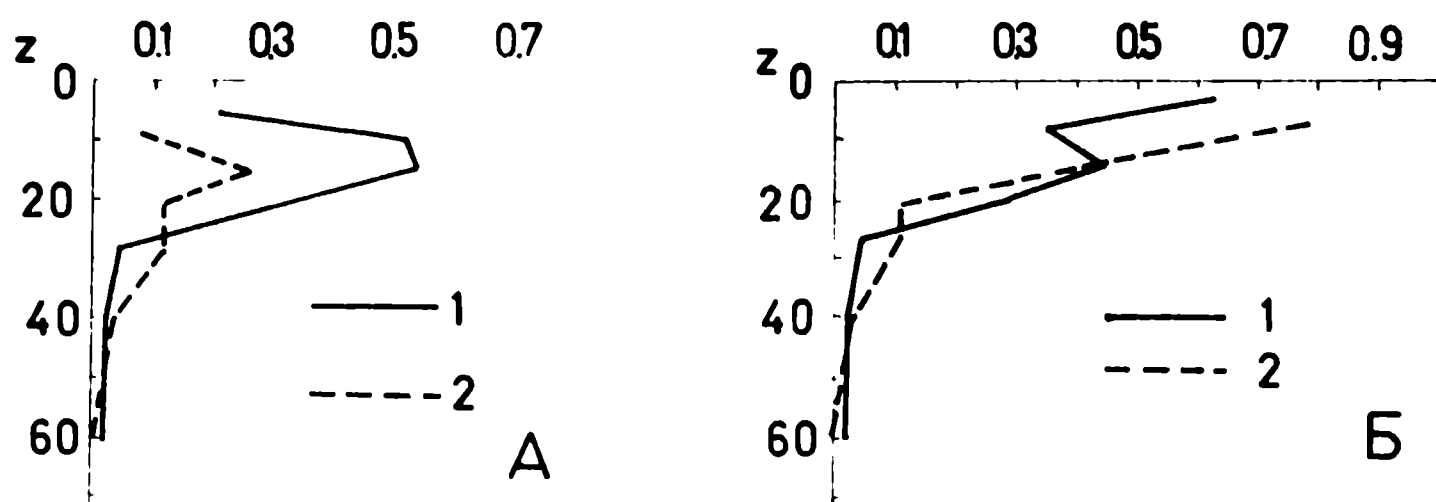


Рис. 5. Зависимость градиента температур (1, $^{\circ}\text{C}\cdot\text{м}^{-1}$) и солёности (2, $\text{‰}\cdot\text{м}^{-1}$) вод Колвицы в августе вблизи южного (А) и северного (Б) берегов от глубины (по осям ординат, м).

Приведенные данные свидетельствуют, что воды губы Колвицы могут быть подразделены на три типа:

1. Относительно солёные морские воды, поступающие из прилежащих районов Кандалакшского залива и распространяющиеся вдоль южного берега губы. В августе солёность этих вод колеблется вблизи 24‰ , а температура составляет $8\text{--}9^{\circ}$

2. Воды, зарождающиеся в куту губы в результате смешения вод первого типа с пресным стоком р. Колвица. Они омывают мелководья северного берега и в августе обладают солёностью от 2 в куту до 17‰ на выходе и температурой около 11°

3. Воды, заполняющие глубины обеих котловин. Их солёность более 27‰ , а температура менее 1° . Интересно, что в прилежащих частях Кандалакшского залива по всей толще их вод (исключая локальные депрессии дна) такие термогалинные характеристики наблюдаются только зимой. Таким образом, воды третьего типа формируются зимой, причем отсутствие заморно-сероводородной зоны даже на самых больших глубинах свидетельствует о довольно интенсивном зимнем водообмене.

Описанная выше четко выраженная стратификация обязана своим происхождением резким различиям термогалинных характеристик поверхностных и глубинных вод. У южного берега граница между водами первого и третьего типов, судя по максимальным вертикальным градиентам температуры и солёности, проходит на глубинах $10\text{--}15$ м (рис. 5, а). Опресненные воды северного берега распространяются исключительно в верхнем двухметровом горизонте. Их подстилает тонкая прослойка вод первого типа, а глубже $10\text{--}15$ м залегают глубинные воды. Как и у южного, у северного берега границы между различными типами вод четко прослеживаются по экстремумам градиента термогалинных характеристик (рис. 5, б).

Грунты

В отличие от грунтов других губ, подобного рода донные отложения Колвицы изучены относительно подробно (Невесский и др., 1977). Сведения, приводимые этими авторами, дополненные нашими данными по мелководным участкам губы, позволяют представить себе целостную картину распределения донных осадков.

Вдоль оси губы мощность современных отложений колеблется от 1 м вблизи порогов до 6—7 м в центральной части входной котловины *. На самих порогах, по данным Е. Н. Невесского с соавторами (1977), не только не идет современного осадконакопления, но даже происходит частичный размыв ледниково-морской пачки серых илов. Это приводит к тому, что здесь вскрыта кровля древних отложений и подстилающая их конечная морена, формирующая сам порог. В результате низкосортированные (около 40%) грунты обоих порогов сложены в основном грубообломочными фракциями — гравийной, галечной и каменной, которые перемежаются серыми алевро-пелитовыми илами (рис. 6).

Сходным гранулометрическим составом обладают осадки, из которых складывается грунт вблизи обоих берегов. Однако здесь грубообломочный материал обязан своим происхождением не обнажению конечной морены, а волновой абразии горных склонов. Более интенсивные, чем на порогах, гидродинамические процессы привели к тому, что вдоль берегов почти полностью отсутствуют постгляциальные отложения илов, а тонкодисперсные фракции представлены песками. Как следствие, сортированность осадков здесь выше и приближается к 50%.

Глубже пояса грубообломочного материала залегает пояс песков, который в куту губы выходит на литораль (рис. 6). Начиная с глубины 15—20 м, грунты представлены в основном алевроитовыми илами. Центр входной котловины занят пелитами (рис. 6). Различия грунтов в той и другой котловине не ограничиваются гранулометрическим составом. Все такие различия легко объясняются влиянием стока р. Колвица. Так, на глубинах кутовой котловины, где главным образом оседает легкий терригенный детрит, плотность частиц грунта составляет 1.8 г/см^3 . Часть этого детрита выносится и в северо-восточную часть входной котловины, где плотность не превышает 2 г/м^3 . На остальной же площади дна губы плотность частиц грунта в среднем составляет 2.7 г/м^3 . Сортированность осадков в кутовой котловине почти на 20% ниже, чем во входной **, что также связано с приносом рекой частиц различного диаметра.

Различия в интенсивности и характере придонных течений, по-видимому, влияют на оводненность грунтов. На порогах и склонах южного берега, вдоль которого проходит постоянное приносящее течение, имеющее скорость около 1 узла, содержание воды в грунте относительно невелико и составляет около 60%. У северного берега, где сточное течение захватывает лишь верхний двухметровый горизонт (см. выше), оводненность увеличивается до 70%. На глубинах входной котловины, где движения воды крайне незначительны, количество воды в грунте превышает 80%. Наиболее низка (30—40%)

* Мощность слоя осадков в кутовой котловине, не измерявшаяся Е. Н. Невесским с соавторами (1977), возможно, несколько больше за счет накопления флювиогляциальных отложений, связанных с выносом р. Колвица.

** Сортированность пелитов во входной котловине достигает 75%.

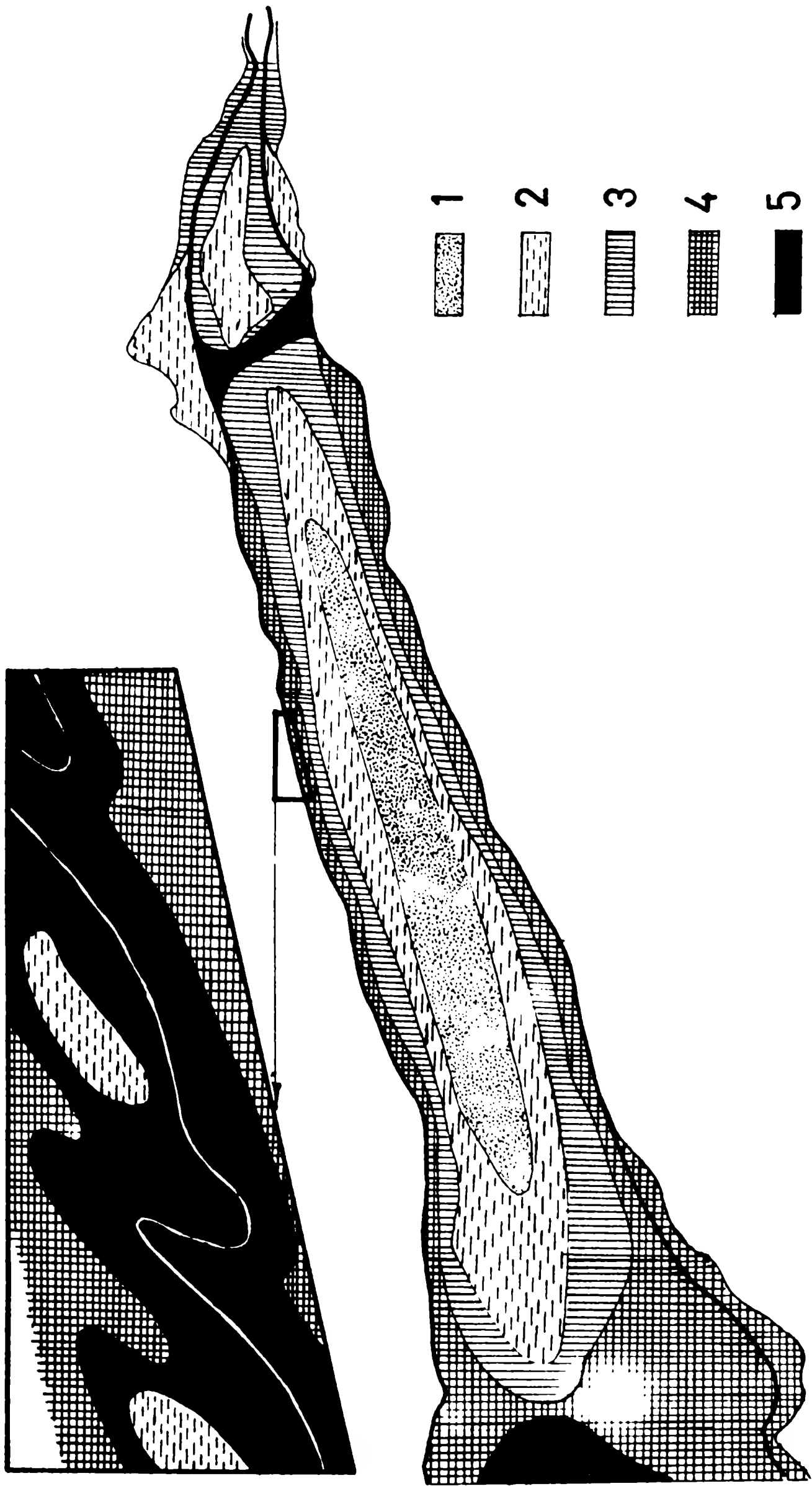


Рис. 6. Распределение донных отложений в губе Колвица.

1 — двурит, 2 — песок, 3 — даль, 4 — На, 5 — участок дикоросного берега

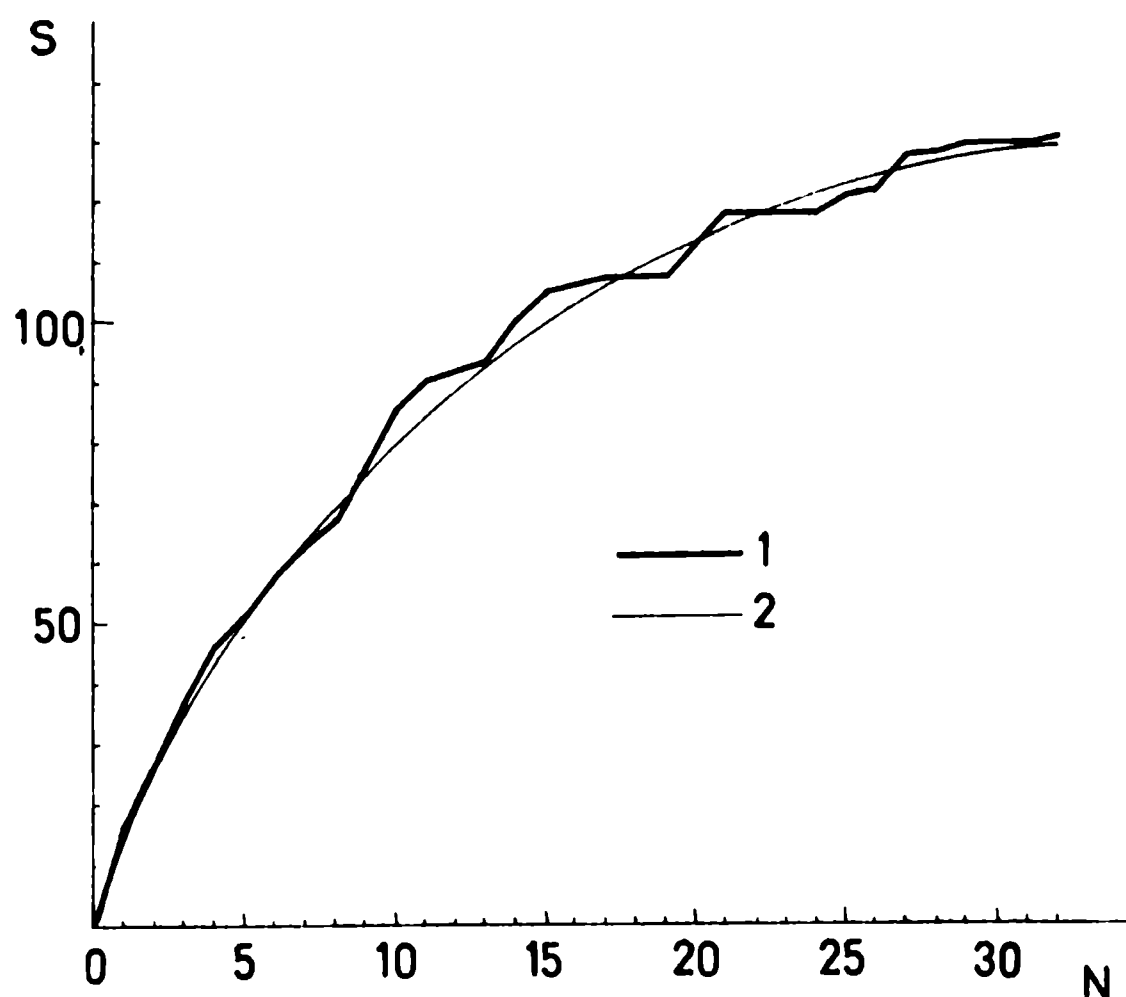


Рис. 7. Зависимость числа найденных форм бентоса (по оси ординат) от количества взятых станций в губе Колвица (по оси абсцисс) (1) и аппроксимирующая ее функция (2).

оводненность осадков на склонах кутовой котловины, где общее циркуляционное течение усиливается стоком р. Колвица.

Видовой состав макробентоса

До настоящего времени в литературе отсутствуют сведения о видовом составе донного населения губы Колвица, хотя работы там и проводились.

Степень изученности акватории определялась по нашим материалам, причем станция, взятая на входном пороге при анализе списка видов не учитывалась. Подробно методика такого анализа изложена в нашей статье «Гидрологическая и биоценотическая характеристика Мезенского залива» (см. наст. сб.) Кумулята числа видов и график аппроксимирующей ее функции приведены на рис. 7. Значение коэффициента k (0.084) свидетельствует о том, что бентос в губе Колвица распределен более однородно, чем в Горле и Двинском заливе, но менее однородно, чем в Онежском и Мезенском заливах (см. табл. 2 названной статьи). Из предсказанных 139 видов (коэффициент S_0) обнаружено 132, что составляет почти 95%. Таким образом, можно считать, что состав бентоса губы изучен довольно полно. Об этом же свидетельствует значение первой производной аппроксимирующей функции в точке $N=32$ (0.8; срав. значения производных, приведенных в упомянутой таблице из статьи «Гидрологическая и биоценотическая ...» в наст. сб.).

Относительно небольшое количество форм, встреченных в Колвице, объясняется выпадением целого ряда фаунистических групп-

Характеристика таксономического состава бентоса губы Колвица

Группа	Доля от общего числа форм, %	Доля видов (%), обитающих в Колвице от числа форм, встреченных	
		в Онежском заливе	в Двинском заливе
Algae	11	61	59
Coelenterata	5	16	65
Polychaeta	23	44	67
Arthropoda	11	67	162
Gastropoda	14	43	88
Bivalvia	16	73	72
Echinodermata	5	57	130
Tunicata	1	10	65
Прочие	14		

ровок, характерных для других районов Белого моря. К ним относятся ассоциации *Laminaria saccharina*, багрянок, крупных бореальных двустворчатых моллюсков и губок, гидроидов, мшанок. Кроме этого, в составе населения губы крайне редки или отсутствуют некоторые широко распространенные в Белом море виды, такие как *Semibalanus balanoides*, *Littorina obtusata*, *Myriocheile oculata*, *Modiolus modiolus*, *Buccinum undatum* и др.

Среди отдельных таксономических групп, по сравнению с Онежским заливом, особенно обеднены (почти в 10 раз) Coelenterata и Tunicata, вдвое меньше полихет, гастропод и иглокожих. Остальные группы представлены приблизительно на две трети. По сравнению же с фауной Двинского залива обращает на себя внимание увеличение почти в полтора раза числа видов ракообразных и иглокожих (табл. 2).

Крайне слабое развитие кишечнополостных и оболочников наводит на мысль, что обедненность донного населения Колвицы может отчасти объясняться низкими скоростями течений в диапазоне глубин, подходящих для этих животных. Однако на сегодняшний день остается непонятным отсутствие в губе таких эврибионтных массовых форм, как *Semibalanus balanoides*, *Littorina obtusata*, *Laminaria saccharina* и др. Вызывает удивление также то обстоятельство, что на литорали не обнаружен *Mytilus edulis*. Если на северном берегу отсутствие ряда литоральных видов могло бы быть объяснено пониженной соленостью, то на южном концентрация солей практически не отличима от таковой в водах соседних районов. Описанное явление требует специального исследования.

Биоценозы макробентоса

Методика выделения биоценозов описана нами в статье «Гидрологическая и биоценотическая характеристика Мезенского залива» (см. наст. сб.). По нашим данным, в губе Колвица встречается 5 ли-

**Коэффициенты сходства (по: Jaccard, 1912)
видового состава донных биоценозов губы Колвица**

№№	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2	20										
3	8	23									
4	11	18	24								
5	0	12	13	17							
6	0	0	6	15	0						
7	0	0	2	0	7	6					
8	0	1	1	1	2	5	16				
9	0	3	2	6	10	0	22	20			
10	0	0	0	0	0	0	9	17	14		
11	0	2	1	1	3	0	14	39	23	24	
12	0	0	0	0	0	0	9	30	21	23	48

Обозначения биоценозов 1 — *Littorina saxatilis*; 2 — *Triglochin maritimum*; 3 — *Fucus vesiculosus* + *Ascophyllum nodosum*; 4 — *Hydrobia ulvae*; 5 — *Gammarus* sp.; 6 — *Mytilus edulis*; 7 — *Polychaeta varia*; 8 — *Balanus crenatus*; 9 — *Serripes groenlandicus*; 10 — *Mya truncata*; 11 — *Macoma calcarea*; 12 — *Portlandia arctica*.

торальных и 7 сублиторальных биоценозов, коэффициенты сходства видового состава которых приведены в табл. 3.

Биоценозы литорали Литораль обоих берегов Колвицы сформирована характерной для многих участков побережья Канда-лакшского залива валунно-галечной россыпью. Лишь в самом куту последняя сменяется илесто-песчаным пляжем. Ширина осушной полосы в куту составляет около 100 м, на южном берегу — около 20, на северном — 30—40 м. Нижняя граница литорали обоих берегов четко очерчена каменистым баром, причем на северном берегу за ним располагается подводная аккумулятивная терраса шириной до 10 м. Меньший наклон и большая ширина террасы свидетельствует о том, что абразия северного берега идет более интенсивно, чем южного. Это связано скорее всего с тем, что северное побережье губы доступно для волнового воздействия со стороны открытых частей Кандалакшского залива, а южное защищено большим количеством островов. Подвижка льдов, вызванная прибоем и юго-западными ветрами, вероятно, приводит к размывам бара и перемещению его валунов в северо-восточном направлении. В результате литораль северного берега пересечена многочисленными каменистыми грядами, между которыми обычно располагаются заиленные литоральные ванны или заливчики (рис. 6, 8, *вклейка*), вытянутые под углом к береговой линии. Бар южного берега, напротив, не имеет разрывов, а редкие литоральные ванны ориентированы здесь вдоль оси губы (рис. 9, *вклейка*).

Верхний горизонт литорали южного берега занят биоценозом, в котором макроформы представлены единственным видом — *Littorina saxatilis* (рис. 10) Эти моллюски поселяются на галечно-каменистом грунте, омываемом в прилив водами первого типа

Характеристика условий среды в разных биоценозах губы Колвица

Характеристика	Биоценозы											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Глубина, м	верх. гор. лит.	верх. гор. лит.	сред. гор. лит. ÷1	сред. гор. лит.	сред. гор. лит. ÷0	0÷2	2÷5	5÷15	5÷10	10÷15	20÷28	32÷66
Температура в августе, °С	9÷11	9÷11	9÷11	9÷11	9÷11	8÷	8÷10	5÷8	6÷8	6÷8	0,5÷ 2,5	—0,6 ÷1,5
Соленость в августе, ‰	17÷22	17÷22	17÷22	17÷22	2÷19	21÷23	20÷24	20÷25	22÷24	23÷25	26÷27	27÷28
Гранулометрический состав грунта, %:												
камень, галька, гравий	100	100	96	20	2	92	9	54	1	26	17	7
песок	0	0	4	40	29	8	59	25	5	7	8	4
алеврит	0	0	0	40	42	0	21	16	59	39	43	39
пелит	0	0	0	0	27	0	11	5	35	28	32	50
Медианный размер частиц грунта, мм	100	400	16	0,25	0,04	200	0,18	400	0,02	0,04	0,03	0,01
Сортированность грунта, %	53	59	50	50	48	34	72	68	62	40	47	48
Содержание воды в тонких фракциях, %	—	—	—	—	—	—	64	45	45	65	52	71

П р и м е ч а н и е Обозначения биоценозов, как в табл. 3.

Состав биоценоза *Triglochin maritimum*

В и д ы	Биомасса, г/м ²	Плотность посе- ления, экз./м ²
<i>Triglochin maritimum</i>	500	—
<i>Tripolium vulgare</i>	50	—
<i>Gammarus zaddachi</i>	0,3	2
<i>Littorina saxatilis</i>	0,2	1
<i>Gammarus duebeni</i>	0,15	1
Итого	550,65	

Т а б л и ц а 6

Состав биоценоза *Fucus vesiculosus* + *Ascophyllum nodosum*

В и д ы	Биомасса, г/м ²	Плотность посе- ления, экз./м ²
<i>Fucus vesiculosus</i>	13700	—
<i>Ascophyllum nodosum</i>	11200	—
<i>Littorina saxatilis</i>	154,3	667
<i>Fucus distichus</i>	80,0	—
<i>Semibalanus balanoides</i>	22,0	80
<i>Gammarus spp.</i>	19,2	80
<i>Triglochin maritimum</i>	10,6	—
<i>Oligochaeta</i>	1,8	360
<i>Jeara albifrons</i>	1,0	1000
Итого	25200	

Кроме того, в биоценозе встречены *Dictyosiphon sp.*, *Nereis virens*, *Arenicola marina*.

рассчитанное по формуле, приведенной на стр. 79 настоящего сборника, составляет 0.45 бит.

Нижний и средний горизонты литорали обоих берегов, а также пологий участок подводной аккумулятивной террасы северного берега до глубины 1 м занимает биоценоз *Fucus vesiculosus* + *Ascophyllum nodosum* (рис. 10). Эдафические и гидрологические условия в местах развития этого биоценоза приведены в табл. 4. Это наиболее продуктивная зона губы Колвицы. Биомасса макробентоса здесь нередко превышает 25 кг/м². В составе биоценоза *Fucus vesiculosus* + *Ascophyllum nodosum* встречено 12 форм (табл. 6). Видовое разнообразие составляет 1.1 бит.

Все три описанных биоценоза, на наш взгляд, представляют собой единый литоральный комплекс. Организмы, составляющие его, распределены в осушной полосе в соответствии со своими требованиями к условиям среды. Места их обитания зачастую выходят далеко за пределы формально выделенных биоценозов. Бурые водоросли *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum*, не выдерживающие длительного осушения, распространены только в нижнем и среднем горизонтах. Цветковые растения *Triglochin maritimum* и *Tripolium*

Состав биоценоза *Hydrobia ulvae*

В и д ы	Биомасса, г/м ²	Плотность посе- ления, экз./м ²
<i>Hydrobia ulvae</i>	120	6000
<i>Arenicola marina</i>	15	10
<i>Fucus vesiculosus</i>	15	—
<i>Pylaella littoralis</i>	14	—
<i>Enteromorpha</i> sp.	7,0	—
<i>Gammarus oceanicus</i>	0,6	2
<i>Littorina saxatilis</i>	0,3	3
Итого	172	

Кроме того, в биоценозе встречены *Cricotopus vitripennis*, *Littorina littorea*.

Т а б л и ц а 8

Состав биоценоза *Gammarus* sp.

В и д ы	Биомасса, г/м ²	Плотность посе- ления, экз./м ²
<i>Gammarus</i> sp. juv.	3,75	2220
<i>Oligochaeta</i>	0,17	350
<i>Enteromorpha prolifera</i>	0,14	—
Spionidae g. sp.	0,07	10
<i>Macoma balthica</i>	0,06	20
Итого	4,19	

vulgare, требующие интенсивной инсоляции, произрастают на среднем и верхнем горизонтах литорали хорошо освещенного и прогреваемого северного берега. Южное побережье, затененное горами, лишено галофитов. Что касается *Littorina saxatilis*, то этот эврибионтный вид встречается на всех горизонтах литорали и образует самостоятельный биоценоз только там, где нет ни фукоидов, ни галофитов, однако его биомасса здесь почти на порядок ниже, чем в биоценозах с доминированием продуцентов. Напомним, что сказанное выше относится к галечно-каменистой литорали.

В песчаных литоральных ваннах обоих берегов обнаружен биоценоз *Hydrobia ulvae* (рис. 10, табл. 4). В его составе отмечено 9 видов (табл. 7). Видовое разнообразие 1.5 бит.

Пологая илисто-песчаная литораль кута губы, образованная наносами р. Колвица, заселена биоценозом *Gammarus* sp. (рис. 10). Входящие в него организмы способны выдерживать воздействие сильного опреснения (табл. 4). Всего здесь обнаружено 5 форм макробентоса (табл. 8). Видовое разнообразие 0.7 бит.

Оба биоценоза, заселяющие песчаные участки литорали, характеризуются преобладанием собирающих детритофагов, в то время как среди гетеротрофных обитателей жестких грунтов осушной полосы обычно превалируют фитофаги (табл. 9). Население всех без исклю-

**Трофический состав биоценозов губы Колвица
(% от общей биомассы)
без учета мейобентоса и микрофитов**

Биоценозы	Проду- центы	Фито- фаги	Сеситофаги		Детритофаги		Хищники и трупоеды
			непод- вижные	под- вижные	соби- рающие	гло- тающие	
<i>Littorina saxatilis</i>	0,0	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Triglochin maritimum</i>	99,9	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0
<i>Fucus vesiculosus</i> + <i>Asco- phyllum nodosum</i>	99,2	0,6	0,1	0,0	0,1	0,0	0,0
<i>Hydrobia ulvae</i>	20,8	0,2	0,0	0,0	70,3	8,7	0,0
<i>Gammarus</i> sp.	3,3	0,0	0,0	0,0	91,0	5,7	0,0
<i>Mytilus edulis</i>	0,8	0,0	99,1	0,0	0,0	0,1	0,0
<i>Polychaeta varia</i>	1,9	0,0	3,4	5,5	40,0	45,1	4,1
<i>Balanus crenatus</i>	13,8	2,1	60,3	10,5	11,6	0,7	1,0
<i>Serripes groenlandicus</i>	0,6	0,0	0,2	56,6	22,6	11,7	8,3
<i>Mya truncata</i>	0,0	0,1	4,4	74,8	16,6	0,2	3,9
<i>Macoma calcaria</i>	0,0	0,0	19,6	11,7	58,2	4,8	5,7
<i>Portlandia arctica</i>	0,0	0,0	17,6	8,1	62,1	2,0	10,2

чения биоценозов литорали Колвицы представлено в основном незарывающимися формами, доля которых в биомассе бентоса колеблется от 91 до 100%. Интересно отметить, что основная часть биомассы на литорали создается бореальными и субтропическо-бореальными видами атлантического происхождения (табл. 10).

В целом можно отметить близость видового состава бентоса осушной полосы в Колвице и прилежащих к ней участках Кандалакшского залива. В то же время в наших сборах плохо представлены или отсутствует целый ряд видов. Кроме упомянутых ранее, среди них можно назвать *Testudinalia tessellata*, *Flustrella hispida*, *Dynamena pumila*, *Obelia* spp., *Fucus serratus*, *Mya arenaria* и др. Интересно, что экологическую нишу *Littorina obtusata* в губе Колвица занимает *L. saxatilis*, которая, как и во многих эстуарных районах, достигает чрезвычайно крупных размеров — до 15 мм.

Биоценозы сублиторали Подводная аккумулятивная терраса южного берега до глубины 2 м заселена биоценозом *Mytilus edulis* (рис. 10). Этот комплекс приурочен к низко сортированным каменистым грунтам (табл. 4). Среди сублиторальных биоценозов он обладает наиболее высокой биомассой и в то же время крайне бедным видовым составом: здесь встречено лишь 6 видов макробентоса (табл. 11). Видовое разнообразие составляет 0.1 бит. Как и на литорали, здесь доминируют формы бореального происхождения (табл. 10).

Внешний край подводной аккумулятивной террасы обоих берегов губы имеет уклон, местами достигающий 45°, он сложен хорошо сортированными мелкозернистыми песками и заселен биоценозом мелких полихет (рис. 10, табл. 4). Пояс, образованный этим биоценозом,

**Биогеографический состав макробентоса биоценозов губы Колвица
(% от общей биомассы)**

Биоценозы	Атлантиче- ские боре- альные и субтропи- ческо-бо- реальные	Амфиборе- альные	Атлантиче- ские боре- ально ар- ктические	Бореально- арктиче- ские и субтропи- ческо-ар- ктические	Аркти- ческие	Не учтенные
<i>Littorina saxatilis</i>	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Triglochin maritimum</i>	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Fucus vesiculosus</i> + <i>As- cophyllum nodosum</i>	99,9	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Hydrobia ulvae</i>	79,1	8,7	0,0	12,2	0,0	0,0
<i>Gammarus</i> sp.	89,5	1,4	0,0	3,3	0,0	5,8
<i>Mytilus edulis</i>	0,0	99,2	0,0	0,8	0,0	0,0
<i>Polychaeta varia</i>	0,0	0,0	9,0	88,3	0,0	2,7
<i>Balanus crenatus</i>	0,0	9,3	9,7	77,0	0,0	4,0
<i>Serripes groenlandicus</i>	0,1	0,0	1,9	94,5	0,0	3,5
<i>Mya truncata</i>	0,0	0,0	0,0	90,2	0,0	9,8
<i>Macoma calcaria</i>	0,0	0,0	10,2	85,5	1,4	2,9
<i>Portlandia arctica</i>	0,0	0,0	3,3	39,8	51,1	5,8

Т а б л и ц а 11

Состав биоценоза *Mytilus edulis*

В и д ы	Биомасса, г/м ²	Плотность посе- ления, экз./м ²
<i>Mytilus edulis</i>	1659	1080
<i>Pylaeella littoralis</i>	7,5	—
<i>Chorda filum</i>	3,5	—
<i>Polysiphonia urceolata</i>	3,0	—
<i>Arenicola marina</i>	2,0	10
Итого	1675	

Кроме того, в биоценозе встречена *Cladophora fracta*.

характеризуется наименьшей биомассой макробентоса при относи-тельно высоком видовом разнообразии (2.2 бит). В состав сообще-ства полихет входит 27 форм (табл. 12). Основная часть биомассы макробентоса здесь создается за счет глотающих детритофагов (табл. 9). Следует отметить, что этот биоценоз расположен на верх-ней границе горизонтов преобладания широко распространенных бореально-арктических животных (табл. 10).

По нашим данным, обширное мелководье на входе в губу и узкая полоса склона обоих берегов входной котловины с глубинами 5—15 м заселены биоценозом *Balanus crenatus* (рис. 10). В этих участках распространены относительно хорошо сортированные каме-нистые грунты с весьма низким содержанием воды в тонких фрак-

Состав биоценоза *Polychaeta varia*

В и д ы	Биомасса, г/м ²	Плотность посе- ления, экз/м ²
<i>Terrellides stroemi</i>	2,04	107
<i>Ophelia limacina</i>	1,33	13
<i>Micronephthys minuta</i>	1,12	413
<i>Scoloplos armiger</i>	1,05	200
<i>Diastylis sulcata</i>	0,92	27
<i>Polydora quadrilobata</i>	0,88	493
Sabellidae gen. sp.	0,53	67
<i>Pontoporeia femorata</i>	0,47	187
<i>Mytilus edulis</i>	0,33	53
Spionidae gen. sp.	0,13	53
<i>Eulalia viridis</i>	0,13	13
<i>Pholoe minuta</i>	0,11	107
<i>Atylus carinatus</i>	0,11	13
<i>Phyllodoce groenlandica</i>	0,08	13
Maldanidae gen. sp.	0,08	13
<i>Cryptonatica clausa</i>	0,08	13
<i>Brachidiastylis resima</i>	0,07	13
<i>Chaetomorpha</i> sp.	0,07	—
Oligochaeta gen. sp.	0,05	40
<i>Polysiphonia urceolata</i>	0,04	—
<i>Rhizoclonium</i> sp.	0,03	—
<i>Phyllophora brodiaei</i>	0,03	—
Итого	9,71	

Кроме того, в биоценозе встречены *Diatomea* gen. sp., *Trichotropis borealis*, *Macoma balthica*, *Macoma calcareo*, *Ophiura robusta*.

циях (табл. 4). Здесь встречено наибольшее количество видов — 67 (табл. 13) при видовом разнообразии 3.2 бит. По биомассе преобладают неподвижные сестонофаги, так же, как это имеет место в другом сублиторальном биоценозе, занимающем каменистые грунты — *Mytilus edulis* (табл. 9).

Дно склонов кутовой котловины на аналогичных глубинах сложено алевритовыми илами с низким содержанием воды (табл. 4). Здесь распространен биоценоз *Serripes groenlandicus* (рис. 10) характеризующийся высоким видовым разнообразием — 2.3 бит, 28 видов (табл. 14).

Что касается порога между котловинами, то он сложен низко-сортированными осадками, в которых, наряду с илистыми фракциями, заметную роль играет грубообломочный материал (табл. 4). В этом месте встречен биоценоз *Mya truncata* (рис. 10), в котором так же, как и в предыдущем, по биомассе преобладают подвижные сестонофаги (табл. 9). Видовое разнообразие составляет 1.9 бит. Встречено 28 форм макробентоса (табл. 15).

Нижняя граница горизонтов преобладания широко распространенных бореально-арктических видов совпадает с нижней границей распространения биоценоза *Macoma calcareo*, охватывающего кольцом максимальные глубины обеих котловин (рис. 10) Он формиру-

Состав биоценоза *Balanus crenatus*

В и д ы	Биомасса, г/м ²	Плотность посе- ления, экз./м ²
<i>Balanus crenatus</i>	96,6	63
<i>Mytilus edulis</i>	18,0	150
<i>Lithothamnion</i> sp.	14,2	—
<i>Macoma calcarea</i>	10,4	32
<i>Ciliatocardium ciliatum</i>	8,63	6
<i>Odontalia dentata</i> sp.	7,30	—
<i>Ophiura robusta</i>	5,21	95
<i>Terrebellides stroemi</i>	4,80	130
<i>Phycodris</i> sp.	4,10	—
<i>Mya truncata</i>	4,06	11
<i>Chlamys islandicus</i>	3,77	4
Porifera varia	3,57	—
<i>Hemythirys psittacea</i>	3,47	6
<i>Tonicella marmorea</i>	3,22	20
<i>Phyllophora brodiaei</i>	2,90	—
<i>Hiatella arctica</i>	1,64	67
Terrebellidae gen. sp.	1,42	130
<i>Molgula</i> spp.	1,30	1
<i>Trichotropis borealis</i>	1,15	21
<i>Margarites groenlandicus</i>	1,02	10
<i>Nephthys</i> sp.	0,96	11
<i>Ophiopholis aculeata</i>	0,84	6
<i>Lumbriconereis fragilis</i>	0,73	4
<i>Boreotrophon clathratus</i>	0,66	1
<i>Spirorbis</i> spp.	0,62	93
<i>Diastylis sulcata</i>	0,56	20
Итого	206,24	

Кроме того, в биоценозе встречены *Cladophora fracta*, *Diatomea* gen. sp., *Audoniella euflorescens*, *Kyllinia virgatula*, *Anthithamnion boreale*, *Polysiphonia urceolata*, *Sicon ciliatum*, *Monobrachium parasitum*, *Hydrozoa* varia, *Nemertini* gen. sp., *Golfingia* sp., *Phyllodocidae* gen. sp., *Polynoidae* gen. sp., *Chaetozone setosa*, *Scoloplos armiger*, *Pectinaria hyperborea*, *Maldanidae* gen. sp., *Spionidae* gen. sp., *Ampharetidae* gen. sp., *Pista maculata*, *Chitinopoma fabricii*, *Sabellidae* gen. sp., *Phyllomedes* sp., *Verruca stroemi*, *Diastylis glabra*, *Monoculodes longirostris*, *Onisimus* sp., *Gammarus* sp., *Gammaroidae* gen. sp., *Stenosemus albus*, *Epheria vineta*, *Velutina velutina*, *Portlandia arctica*, *Crenella decussata*, *Musculus laevigatus*, *Musculus niger*, *Heteranomia squamula*, *Dacrydium vitreum*, *Elliptica elliptica*, *Nicania montagui*, *Bryozoa* varia.

ется на низкосортированных алевро-пелитовых илах (табл. 4). В его составе встречено 54 вида (табл. 16), видовое разнообразие — 2.5 бит.

Начиная с глубин около 30 м, в обеих котловинах отмечен широко распространенный в Бассейне Белого моря биоценоз *Portlandia arctica* (рис. 10). В губе Колвица он заселяет низкосортированные пелитовые илы с высоким содержанием воды (табл. 4). Это один из самых разнообразных биоценозов — здесь встречено 60 форм макробентоса при видовом разнообразии 3.6 бит (табл. 17). Хотя общий облик биоценоза сходен с тем, что наблюдается в Центральном желобе моря, в Колвице не обнаружены некоторые редкие виды

Состав биоценоза *Serripes groenlandicus*

В и	Биомасса, г/м ²	Плотность посе- ления, экз./м ²
<i>Serripes groenlandicus</i>	95,8	24
<i>Pectinaria hyperborea</i>	24,6	246
<i>Lunatia pallida</i>	12,3	56
<i>Chiridota laevis</i>	10,0	2
<i>Scoloplos armiger</i>	6,00	418
<i>Macoma calcarea</i>	5,92	240
<i>Maldanidae</i> gen. sp.	3,82	122
<i>Ophiura robusta</i>	3,30	52
<i>Diastylis glabra</i> sumata	1,15	48
<i>Stegophiura nodosa</i>	1,10	6
<i>Enteromorpha prolifera</i>	1,06	—
<i>Nemertini</i> gen. sp.	1,04	30
<i>Micronephthys minuta</i>	0,80	44
<i>Admete couthoui</i>	0,70	8
<i>Ampelisca macrocephala</i> Amph.	0,42	44
<i>Sabellidae</i> gen. sp.	0,41	42
<i>Spionidae</i> gen. sp.	0,32	168
<i>Diastylis sulcata</i> sumata	0,25	6
<i>Phyllodoce groenlandica</i>	0,20	20
Итого	169,5	

Кроме того, в биоценозе встречены *Monobrachium parasitum*, *Eteone longa*, *Polynoidae* gen. sp., *Lamprops fuscata*, *Gammarus* sp., *Amphipoda* gen. sp., *Trichotropis borealis*, *Oenopota bicarinata*, *Mya truncata*.

Состав биоценоза *Mya truncata*

В и	Биомасса, г/м ²	Плотность посе- ления, экз./м ²
<i>Mya truncata</i>	137	53
<i>Macoma calcarea</i>	9,60	9
<i>Polychaeta varia</i>	7,33	26
<i>Buccinum elatior</i>	7,03	3
<i>Hemithyris psittacea</i>	6,93	7
<i>Nephthys</i> sp.	5,04	4
<i>Pectinaria hyperborea</i>	1,93	3
<i>Scalibregma inflatum</i>	1,42	1
<i>Terrebellides stroemi</i>	0,89	7
<i>Lumbriconereis fragilis</i>	0,88	3
<i>Nuculana pernula</i>	0,80	1
<i>Trichotropis borealis</i>	0,74	4
<i>Ophiura robusta</i>	0,73	28
<i>Hiatella arctica</i>	0,72	1
<i>Leionucula tenuis</i>	0,33	1
<i>Chiridota laevis</i>	0,27	1
<i>Musculus laevigatus</i>	0,25	1
Итого	183,7	

Кроме того, в биоценозе встречены *Porifera varia*, *Priapulius caudatus*, *Spirorbis* sp., *Gattyana cirrosa*, *Nemidia torelli*, *Diastylis scorpioides*, *Tonicella marmorea*, *Heteranomia squamula*, *Thyasira gouldi*, *Ophiopholis aculeata*, *Henricia* sp.

В и д ы	Биомасса, г/м ²	Плотность посе- ления экз
<i>Macoma calcaria</i>	151	127
<i>Hiatella arctica</i>	45,0	20
<i>Elliptica elliptica</i>	27,8	13
<i>Buccinum elatior</i>	9,31	4
<i>Chiridota laevis</i>	5,42	3
<i>Leionucula tenuis</i>	4,91	12
<i>Ciliatocardium ciliatum</i>	4,85	3
<i>Nephthys</i> sp.	4,51	11
<i>Gersemia fruticosa</i>	3,60	—
Maldanidae gen. sp.	2,44	127
Porifera varia	2,38	4
<i>Balanus crenatus</i>	2,37	—
<i>Nuculana pernula</i>	2,16	3
Nemertini gen. sp.	1,92	21
<i>Musculus laevigatus</i>	1,24	1
<i>Pectinaria hyperborea</i>	1,05	17
<i>Scoloplos armiger</i>	0,78	127
<i>Nicania mantagui</i>	0,69	4
<i>Phyllomedes</i> sp.	0,55	133
<i>Ophiura robusta</i>	0,48	28
Polynoidae gen. sp.	0,46	12
<i>Priapulus caudatus</i>	0,43	1
<i>Chaetozone setosa</i>	0,31	44
<i>Terrebellides stroemi</i>	0,21	24
<i>Lepeta coeca</i>	0,20	1
<i>Brada vilosa</i>	0,19	8
<i>Thyasira gouldi</i>	0,10	13
<i>Diastylis scorpioides</i>	0,10	8
Итого	278,3	

Кроме того, в биоценозе встречены *Monobrachium parasitum*, *Lafoea fruticosa*, Phyllodocidae gen. sp., *Limbriconereis fragilis*, *Scalibregma inflatum*, *Spionidae* gen. sp., Ampharetidae gen. sp., *Terrebellidae* gen. sp., *Chitinopoma fabricii*, *Sabellidae* gen. sp., *Diastylis sulcata*, *Brachidiastylis resima*, *Monoculodes schneideri*, *Orchomenella groenlandica*, *Onisimus* sp., *Lissianossidae* gen. sp., *Menigrates* sp., *Gammarus* sp., *Gammaroidea* gen. sp., *Sabinea septemcarinata*, *Onoba jeffreysi*, *Trichotropis borealis*, *Admete couthoui*, *Nudibranchia* gen. sp., *Portlandia arctica*, *Yoldia amygdalea*, *Crenella decussata*, *Dacrydium vitreum*, *Hemithyris psittacea*.

(например, *Oenopota novajazemliensis*, *Pteraster militaris* и др.). В то же время сообщество обогащено за счет целого ряда форм, обычно входящих в состав ассоциаций более верхних отделов сублиторали. В их числе можно назвать *Mya truncata*, *Musculus laevigatus*, *Ophiopholis aculeata*, *Yoldia amygdalea*, *Priapulus caudatus*, некоторые губки и др. Именно это обстоятельство объясняет исключительно высокий индекс видового разнообразия биоценоза *Portlandia arctica* в губе Колвица. Трофический и биогеографический состав бентоса здесь представлен на табл. 9 и 10.

Количественное распределение макробентоса

Как видно из приведенных выше данных, биомассы в сублиторальных биоценозах (за исключением сообщества мелких полихет) относительно высоки — около 200 г/м² — и статистически неразли-

Состав биоценоза *Portlandia arctica*

В и д ы	Биомасса, г/м ²	Плотность посе- ления, экз/м ²
<i>Portlandia arctica</i>	74,5	271
<i>Mya truncata</i>	14,6	2
<i>Gersemia fruticosa</i>	13,0	—
<i>Urasterias lincki</i>	12,1	1
<i>Macoma calcarea</i>	11,1	50
<i>Hiatella arctica</i>	9,49	17
Nemertini gen. sp.	6,69	9
<i>Buccinum elatior</i>	6,69	3
<i>Nephtys</i> sp.	6,54	3
<i>Pectinaria hyperborea</i>	5,52	62
<i>Elliptica elliptica</i>	5,29	3
<i>Halcaampa arctica</i>	4,10	1
<i>Leionucula tenuis</i>	3,20	7
<i>Musculus laevigatus</i>	2,98	3
Maldanidae gen. sp.	2,54	84
<i>Ophiopholis aculeata</i>	2,12	1
<i>Yoldia amygdalea</i>	2,02	3
<i>Musculus niger</i>	1,97	2
<i>Nuculana pernula</i>	1,89	3
<i>Styllaroides plumosa</i>	1,72	1
Porifera varia	1,25	—
<i>Ophiura robusta</i>	1,01	21
<i>Lepeta coeca</i>	0,83	4
<i>Lumbriconereis fragilis</i>	0,54	1
<i>Phyllomedes</i> sp.	0,48	61
<i>Admete couthouyi</i>	0,41	11
<i>Chiridota laevis</i>	0,39	1
<i>Chaetoderma nitidulum</i>	0,23	1
Итого	195,8	

Кроме того, в биоценозе встречены *Monobrachium parasitum*, *Perigonimus yoldiaarcticae*, *Lafoea fruticosa*, *Priapulius caudatus*, *Phyllodocidae* gen. sp., *Nemidia torelli*, *Polynoidae* gen. sp., *Castalia punctata*, *Chaetozone setosa*, *Brada vilosa*, *Scoloplos armiger*, *Spionidae* gen. sp., *Ampharetidae* gen. sp., *Pista maculata*, *Terrebellidae* gen. sp., *Sabellidae* gen. sp., *Diastylis scorpioides*, *Brachidiastylis resima*, *Lamprops fuscata*, *Monoculodes shneideri*, *Anonyx nugax*, *Paroediceros propinquus*, *Aceroides latipes*, *Gammaroidea* gen. sp., *Cylichna scalpta*, *Phyline lima*, *Retusa pertenuis*, *Pandora glacialis*, *Dacrydium vitreum*, *Thyasira gouldi*, *Ciliatocardium ciliatum*, *Bryozoa* varia.

чимы. Это определяет более или менее равномерное распределение биомасс в бентали губы на глубинах свыше 5 м. Наиболее продуктивным поясом оказывается нижний горизонт литорали обоих берегов, где за счет покрова фукоидов общая масса макробентоса, обитающего на 1 м², может достигать 30 и более кг (рис. 11). Необходимо обратить внимание на то обстоятельство, что в куту губы, лишенном макрофитов, литораль значительно беднее, а график зависимости биомассы бентоса от глубины не имеет четко выраженных экстремумов (рис. 11). Вероятно, это объясняется сильным опреснением поверхностных слоев воды вблизи реки. Участки с низкими биомассами макробентоса встречаются не только в куту Колвицы, но и на

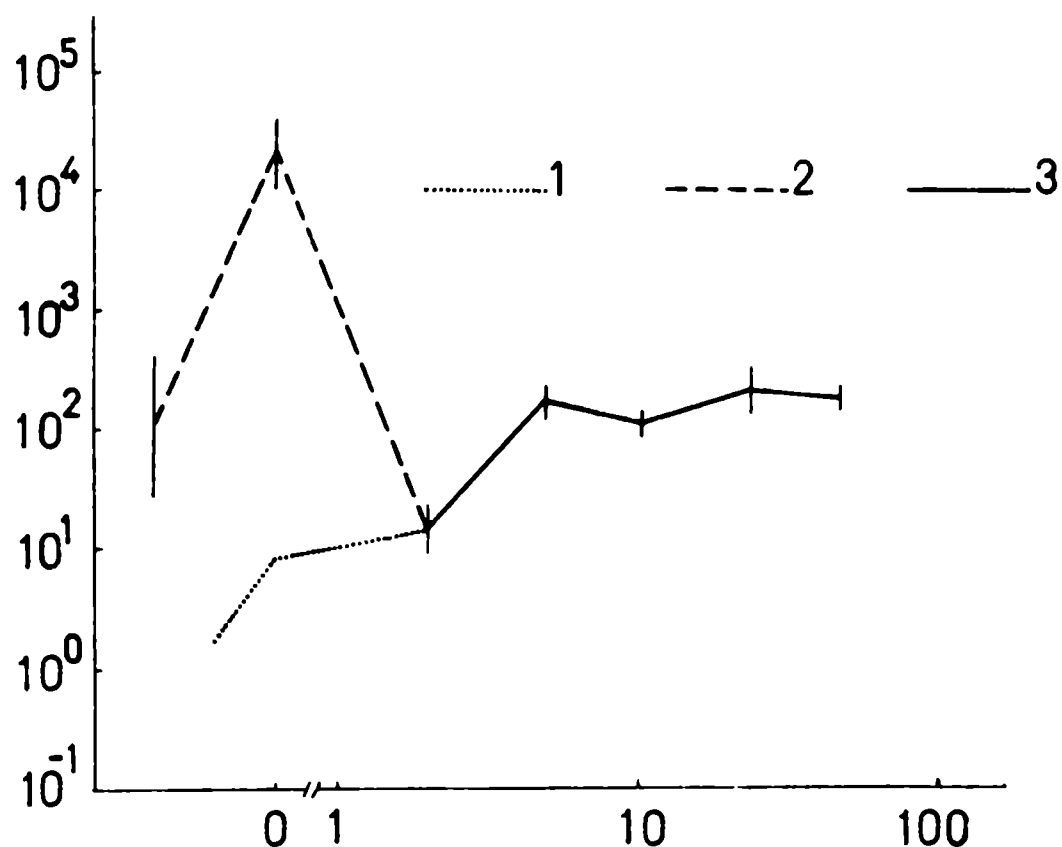


Рис. 11. Зависимость биомассы (по оси ординат, г/м²) от глубины (по оси абсцисс, м) на литорали северного и южного берегов (1), на литорали кута (2) и в сублиторали (3) губы Колвица.

Масштаб логарифмический.

всем протяжении ее литорали. Обычно они приурочены к линзам заиленного песка, т. е. к неподходящим для макрофитов субстратам. Таким образом, биомасса макробентоса, создаваемая на литорали губы Колвица в основном за счет двух видов водорослей — *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* — минимальна в местах, где либо гидрологические, либо сочетание гидродинамических и эдафических условий выходят за пределы толерантного диапазона фукоидов. Этот вывод справедлив не только для общей биомассы бентоса, но и для обилия животных. Действительно, если в местах, где есть фукоиды, биомасса зообентоса составляет 190 ± 39 г/м², то в куту губы и на линзах песка она равна 3 ± 2 г/м². Заросли бурых водорослей на литорали не только увеличивают общую поверхность субстрата на 1 м² дна, но и способствуют развитию мелких эпифитных водорослей. Большое количество последних и определяет богатство фауны в поясе фукоидов, наиболее значимым компонентом которой являются растительоядные моллюски *Littorina saxatilis*.

Неблагоприятные трофические условия вызывают также снижение обилия бентоса на глубинах около 2 м в поясе мелких полихет. Наличие здесь хорошо сортированных песков (субстрат, неподходящий для роста ламинарий) говорит о гидродинамических процессах, достаточно интенсивных для того, чтобы препятствовать формированию детрита на крутом склоне. Это может служить объяснением низких биомасс доминирующих здесь глотающих детритофагов. Что же касается подвижных фильтраторов, то единственный вид, способный на песках образовывать собственные биоценозы с высокими показателями обилия — *Arctica islandica*. Однако для жизнедеятельности этой бореальной формы требуются более высокие температуры (Зацепин, Филатова, 1961). Интересно, что подобный ин-

финимум биомасс, приходящийся на биоценозы, соседствующие с ассоциациями, характерными для нижнего горизонта литорали, встречается и в других районах моря. Так, например, отчетливый минимум биомасс отмечен нами в Двинском заливе (Наумов и др., 1982а), где, как и в Колвице, низкие температуры не дают развиваться поясу макрофитов или биоценозу *Arctica islandica*. В Онежском заливе, где температурный режим благоприятствует бореальным формам, соответствующие глубины в зависимости от эдафических условий заселены высокопродуктивными ассоциациями *Arctica islandica* или же *Laminaria saccharina* (Наумов и др., 1982б)

Рассматривая трофическую структуру бентоса Колвицы в целом, можно отметить характерную для Белого моря (Малютин, 1982) поясность в распределении организмов с различным способом питания (рис. 12). Это явление тесно связано с особенностями осадконакопления на разных глубинах и близко напоминает ситуацию в Кандалакшском заливе. Единственное отличие заключается в том, что в Колвице высокопродуктивный пояс автотрофов и подвижных сестонофагов замещается обедненным поясом мелких полихет. Отметим, что подвижные сестонофаги доминируют лишь в куту губы, где интенсивный вынос взвешенной органики водами реки создает условия для жизнедеятельности фильтраторов.

Постепенная смена эпифаунных форм на инфаунные с увеличением глубины также связана с условиями осадконакопления. Действительно, как и следовало ожидать, доля видов, обитающих на поверхности субстрата, резко возрастает с увеличением медианного размера частиц грунта (рис. 13). При этом равное соотношение по биомассе этих групп бентоса наблюдается на грубых песках (медианный размер 0.65 мм).

Биогеографический состав и зональность макробентоса

Биогеографический состав населения любой акватории определяется термопатией видов различного генезиса и термическим режимом водоема. Из рассмотренных выше трех типов вод, характерных для Колвицы, два первых по температуре не различаются сколько-нибудь существенно. Учитывая резкое сокращение пресного стока зимой, воды второго типа можно, как и первого, считать водами летнего происхождения. Биогеографический состав донного населения на той или иной глубине определяется соотношением летних и зимних вод в период гидрологического лета.

Вертикальное членение бентали на участки, заселенные видами различной биогеографической природы, удобно проводить по соотношению их биомасс. В губе Колвица выделяются три таких участка. Бореальный, занимающий глубины до 1.5 м, расположен в районе влияния поверхностного слоя воды, гомогенного за счет ветрового перемешивания, т. е. ядра вод летнего происхождения. Бореально-арктический участок ограничен глубинами 1.5—40 м и лежит в области, характеризующейся максимальными градиентами температур

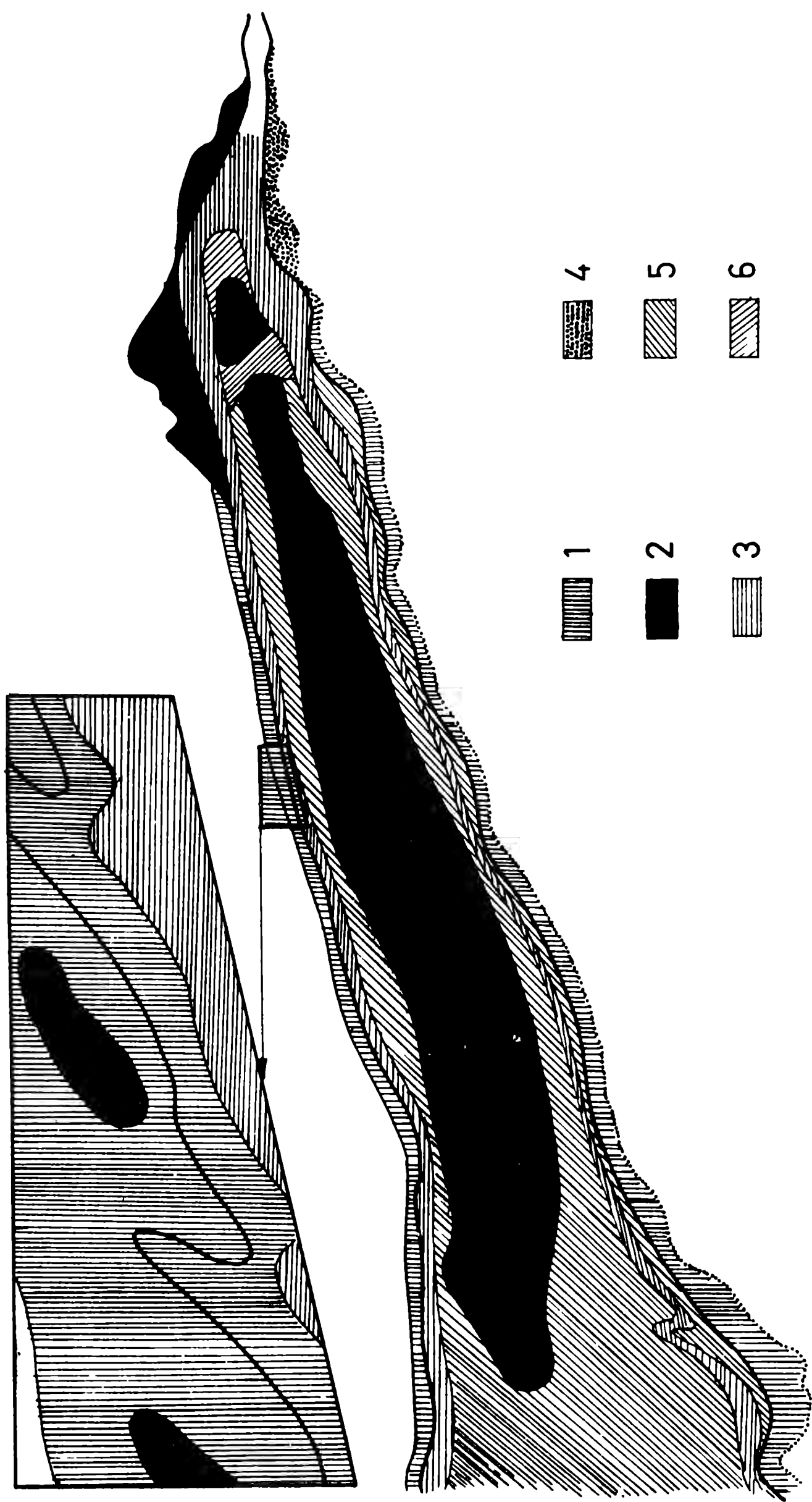


Рис. 12. Трофическая структура бентоса губы Колвица.

1 детритофаги, 2 собирающие детрит, 3 детритофаги, 4 детритофаги, 5 непотребные детритофаги, 6 фаги

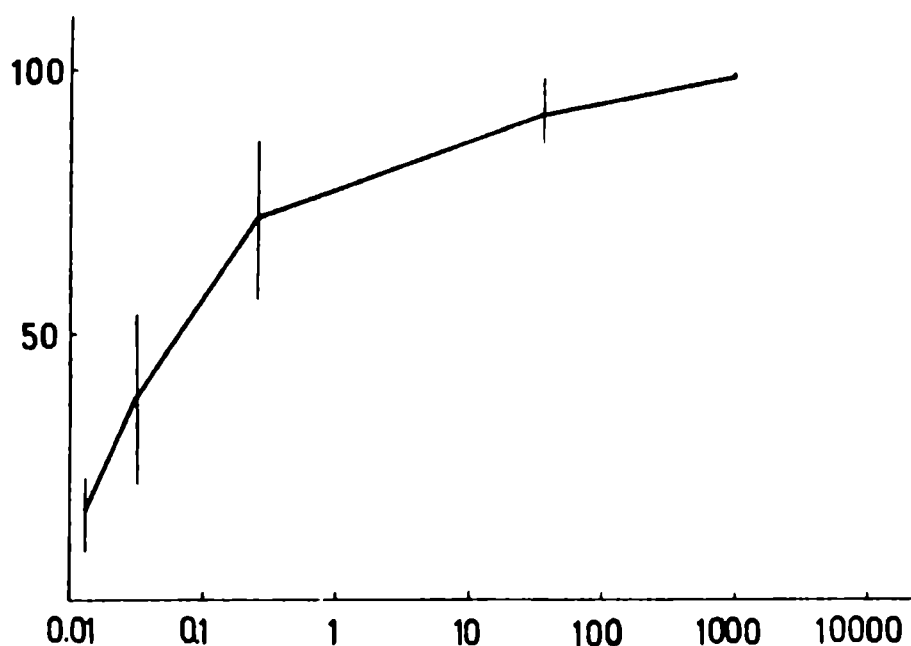


Рис. 13. Зависимость доли эпифауны (по оси ординат, %) от медианного размера частиц грунта (по оси абсцисс, мм; масштаб логарифмический).

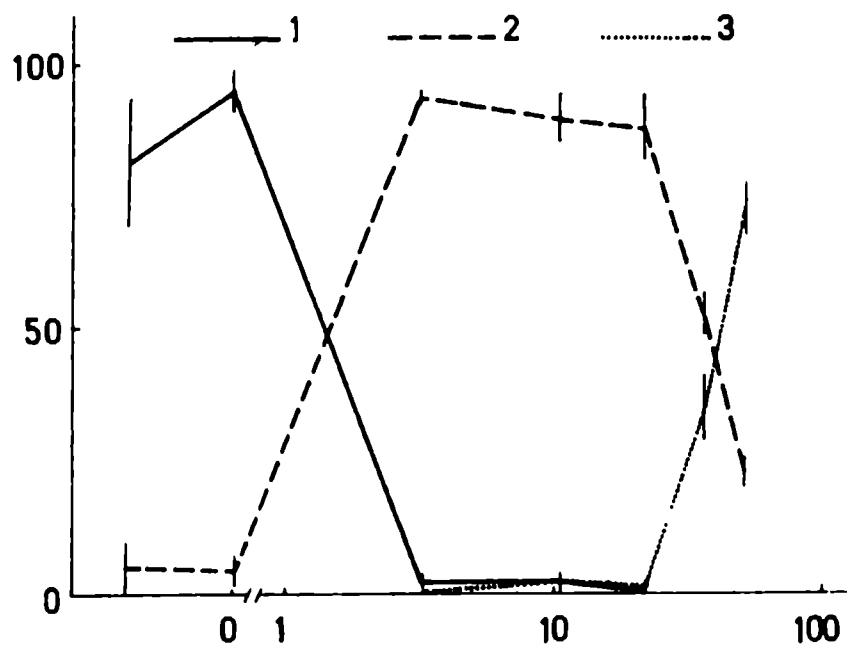


Рис. 14. Зависимость соотношения бореальных и субтропическо-бореальных (1), бореально-арктических и субтропическо-арктических (2) и арктических (3) видов по биомассе (по оси ординат, %) от глубины (по оси абсцисс, м; масштаб логарифмический).

Доля видов неустановленной биогеографической природы на рисунке не показана, так как она не превышает 8% и примерно одинакова на всех глубинах

(рис. 5), т. е. в области смешения вод зимнего и летнего происхождения. Наконец, арктический участок целиком находится в пределах ядра глубинных вод.

Как видно, условия на верхнем и глубинном участках можно характеризовать термическим режимом одного конкретного типа вод, чего нельзя сказать про срединный. По аналогии с биогеографическими областями, каждой из которых соответствует определенный тип водной массы, мы выделяем вертикальные биогеографические зоны, коих в Колвице оказывается всего две — арктическая и бореальная. Граница между ними, как следует из рис. 14, проходит на глубине 6—15 м. Именно на эти глубины приходится наибольший градиент температур (рис. 5) и, как показано в разделе «Температура и соленость воды», здесь проходит верхняя граница распространения вод зимнего происхождения.

В зависимости от доминирования той или иной биогеографической группировки в бентосе, каждый из полученных участков можно разделить на верхний и нижний горизонты. Верхний горизонт бореальной зоны, характеризующийся преобладанием атлантических форм, можно отнести к Норвежской провинции Атлантической бореальной области. Что же касается нижнего горизонта арктической зоны, то он, в силу обедненности видового состава фауны, может быть отнесен к Беломорскому округу Беломорско-Шпицбергенской провинции Арктической области (Федяков, 1983).

Два оставшихся горизонта, где доминируют бореально-арктические виды, отличаются друг от друга не только соотношением субдоминантных биогеографических группировок, но и характерными для них биоценозами. Так, в нижнем горизонте бореальной зоны отмечены биоценозы мелких полихет, *Balanus crenatus*, *Serripes*

Доли глубин, занимаемых отдельными горизонтами,
от максимальных глубин акватории в Колвице
и Бассейне Белого моря (%)

Зона	Горизонт	Район	
		Колвица	Бассейн
Бореальная	верхний	2	5
	нижний	20	15
Арктическая	верхний	38	37
	нижний	39	43

groenlandicus и *Mya truncata*, а в верхнем арктической — *Mascoma calcareo*. Интересно, что в Бассейне Белого моря все эти биоценозы занимают нижний горизонт бореальной зоны. Верхний же арктической заселен выпадающими в Колвице биоценозами *Nuculana pernula*, *Gersemia fruticosa*, *Pectinaria hyperborea* и др.

Вероятно, обнаружение такой замены одних биоценозов другими и привело к появлению расхожего мнения о смещении зон в ковшевых губах. На самом деле, как справедливо отмечал К. М. Дерюгин (1928), никакого смещения зон не происходит. Изменяются лишь диапазоны глубин, на которых они расположены. Более того, в губе Колвица сохраняются пропорции этих диапазонов на всех горизонтах (табл. 18).

Интересно отметить, что глубина порога, отделяющего Колвицу от Бассейна Белого моря, а также, по предварительным данным, внутренние участки губ Лов и Долгой (Наумов, 1979; Наумов, Ошурков, 1982), практически совпадает с верхней границей арктической зоны. Кроме того, во всех известных нам случаях, максимальная глубина ковша в среднем в 5 раз превышает глубину порога. Исключение составляет лишь Бабье море, где это отношение превышает 7. Однако, начиная с изобаты 25 м, которая приблизительно впятеро больше прохода Городецкого порога, здесь начинается заморная зона (Гурвич, 1934). Таким образом, складывается впечатление, что именно пятикратная глубина порога поддается достаточной вентиляции. При более мелком входе и отсутствии дополнительных источников кислорода возникает застойная зона, при более глубоком (насколько именно — предстоит выяснить) интенсивный водообмен с сопредельными акваториями препятствует сохранению летом холодных зимних вод.

Любопытные аналогии возникают при сопоставлении глубин порогов и самих акваторий других ковшевых морей. Например, глубина Гибралтарского пролива, если следовать нашему предположению, может обеспечить вентиляцию ковша глубиной до 3000 м. Глубина Босфора может определять интенсивный водообмен до глубины 200 м, что совпадает с нижней границей распространения жизни в Черном море. Что касается Балтики, то здесь, согласно нашей гипотезе, дефицит кислорода должен наблюдаться уже с глубин

около 100 м, чего, однако, на самом деле нет. Вероятно, это может объясняться тем, что вся акватория этого крупнейшего в мире эстуария вентилируется главным образом за счёт пресного стока, что подтверждается низкими соленостями на больших глубинах.

Формирование фауны губы Колвица

Показанное выше сходство в зональности и распределении донного населения Колвицы и внутренних районов Белого моря в целом позволяет предполагать и близость основных черт формирования фауны этих акваторий. Оставляя в стороне события, предшествовавшие последнему оледенению, обратимся к рассмотрению истории современной фауны губы.

Во время Валдайского оледенения в Колвице, как и на всей акватории Белого моря, располагался шельфовый ледник, уничтоживший всю морскую фауну межледниковья. Непосредственно перед освобождением Колвицы ото льда, приблизительно 12 тыс. лет назад, во время одного из межстадиалов, толщина глетчера в районе губы составляла, судя по расположению плеча трога, 400—500 м. Вероятно, именно в это время за счёт осцилляции отступающего ледника сформировалась краевая морена, образующая входной порог. К концу аллерада в районе Колвицы существовал пресноводный ледниковый водоем, оставивший на высоте около 140 м над современным уровнем моря береговую террасу. На месте губ Колвица и Порья тогда существовал пролив, входными мысами которого, с одной стороны, служили Турий и Педунов, а с другой — Колвица и Дмитриев (Кошечкин, 1979). Горный массив в районе мыса Дмитриева представлял собой остров. Этот пролив сохранялся в течение всего молодого дриаса, когда, судя по данным диатомового анализа (Невесский, 1977), в район губы Колвица начали поступать морские воды. По мнению тех же авторов, вплоть до конца пребореали здесь был покрытый плавающим льдом, очаг ледниково-морского осадко-накопления.

Режим приледниково-морского бассейна сменился морским лишь во второй половине пребореали (Евзеров и др., 1976). В отложениях Колвицы, датированных концом этой климатической фазы, появляются двустворчатые моллюски (Невесский и др., 1977). К этому времени в юго-восточные районы Белого моря уже проникли *Portlandia aestuariorum*, *P. arctica*, *Mytilus edulis*, *Macoma balthica* и *Hiatella arctica* (Лаврова, 1960; Говберг, 1970). Названные моллюски проникали в Белое море в три этапа (Федяков, 1983).

Первый этап связан со временем проникновения *P. aestuariorum* как представителя эстуарно-арктического комплекса. По данным И. К. Авилова (1956), этот вид обнаружен в отложениях мелководий Двинского и Онежского заливов начала пребореали. Створки *P. aestuariorum* из осадков Кандалакшского залива датируются уже серединой пребореали (Невесский и др., 1977). К сожалению, недостаток фактических данных не позволяет судить, проник ли эстуарно-арктический комплекс в район губы Колвица.

Второй этап начинается с середины пребореали. Этим временем датированы ископаемые остатки типично морского арктического вида *P. arctica* и эврибионтного литорального бореального моллюска *M. edulis*. Поскольку в настоящее время эти два вида никогда не встречаются в одном и том же биотопе, нет оснований предполагать их совместное проживание в прошлом. Как известно, в современных климатических условиях гидрологический режим Белого моря характеризуется резкой летней стратификацией вод по температуре. Именно эта стратификация и позволяет существовать как арктическим, так и бореальным видам. Одновременное проникновение портландии и мидии может свидетельствовать о том, что подобная стратификация имела место и в прошлом.

В губе Колвица названные моллюски начинают появляться лишь с конца пребореальной климатической фазы (Невесский и др., 1977). Можно представить себе следующие пути проникновения этих видов в губу. Мидия как вид, способный выдерживать значительное опреснение, так же, как и *P. aestuariorum*, могла обитать на прибрежном мелководье в области смешения талых и морских вод. Проникая в Белое море из Горла и распространяясь на северо-запад вдоль Терского берега, она заселила Колвицу по несуществующему ныне проливу, о котором говорилось выше. Размножение мидий происходит при температуре не ниже 10° (Максимович, Ведерников, наст. сб.). Ясно, что такие температуры выходят за пределы толерантного диапазона большинства видов эстуарно-арктического комплекса. Таким образом, если *P. aestuariorum* и обитала в Колвице, то к началу бореальной климатической фазы она должна была исчезнуть. Что касается *P. arctica*, не выдерживающей высоких температур и низких соленостей, то она не могла попасть в губу по мелководному проливу озеро Колвицкое—губа Порья. Следовательно, этот вид заселил исследуемый район со стороны кута Кандалакшского залива. Таким образом, *M. edulis* и *P. arctica* проникли в Колвицу, как и в Белое море (Федяков, 1983), одновременно, но с разных сторон.

Продолжавшаяся в течение всей пребореали мощная Литториновая регрессия привела в конце концов к исчезновению пролива и возникновению собственно губы Колвица. Рассчитанная по данным Б. И. Кошечкина (1979) глубина входного порога в начале бореальной климатической фазы превышала 40 м. Таким образом, популяции арктических видов в губе в минимум регрессии не были изолированы от таковых в Центральном желобе.

Третий этап заселения Белого моря, приходящийся на атлантическую климатическую фазу, связан с дальнейшим потеплением и прекращением поступления в эту акваторию арктических видов (Федяков, 1983). В отложениях этого времени в Колвице отмечены уже почти все ныне существующие виды моллюсков (Невесский и др., 1977). Изоляция арктических видов в губе Колвица произошла, вероятно, к началу суббореальной климатической фазы, когда из-за продолжающегося эвстатического поднятия суши глубина входного

порога составила менее 30 м (рассчитано по данным Б. И Кошечкина, 1979)

Следует отметить, что изоляция арктической фауны в других ковшевых губах Белого моря, по-видимому, произошла значительно раньше. Доказательством этого могут служить особенности распространения *Nuculana pernula*. Как и *P. arctica*, этот моллюск для своего существования требует холодной и соленой воды (Семенова, 1979). В исследованных к настоящему времени ковшевых губах, за исключением Колвицы и входной котловины Лов губы, он не найден. Это наводит на мысль, что к моменту появления *N. pernula* в Белом море фауна котловин большинства ковшевых губ уже была отрезана от фауны Бассейна входными порогами. Действительно, в атлантическую климатическую фазу (время появления нукуланы в Белом море (Говберг, 1970) глубина порога в Колвице составляла около 50 м, в Лов — около 30—40 м, а в других ковшевых губах 10—20 м и менее * Аналогичные рассуждения можно привести относительно таких видов, как *Halcampra arctica*, *Chaetoderma nitidulum*, *Philine lima*, *Admete couthouyi* и *Chiridota laevis*. Большинство из этих видов нет даже во входной котловине губы Лов. Таким образом, формирование фауны губы Колвица так же, как и всего Белого моря, завершилось к концу атлантической фазы, а богатство видового состава, по сравнению с другими ковшевыми губами, определяется особенностями тектонического поднятия в послеледниковый период. В отличие от этого дефицит видов в Белом море, по сравнению с Баренцевым, вызван не эвстатическими явлениями, а сочетанием гидродинамических условий. Горла с общим потеплением (Федяков, 1983).

В ы в о д ы

1. Ковшевые губы Кандалакшского берега сформировались в процессе отступления ледника по каньонам древних разломов.

2. В губе Колвица имеется три типа вод — один зимнего и два летнего происхождения. Последние по температуре неотличимы.

3. Гидродинамические условия определяют не только медианный размер частиц, но и степень сортированности грунта, его плотность и оводненность.

4. Фауна губы обеднена не только за счет редких, но и за счет некоторых массовых литоральных форм.

5. Низкие биомассы в верхних отделах сублиторали обусловлены неблагоприятным сочетанием гидродинамических и эдафических условий.

6. Трофическая структура бентоса губы определяется условиями осадконакопления.

7. Эпифауна начинает преобладать над инфауной на грунтах, сложенных грубообломочными фракциями, начиная с крупнозернистых песков.

* Глубины порогов, указанные в работе А. Д. Наумова и В. В. Федякова (1985), ошибочны, так как рассчитывались без учета изостатического изменения уровня моря.

8. В Колвице, как и в Бассейне, имеются две биогеографические зоны с двумя горизонтами. Граница между зонами определяется градиентом температур.

9. Верхняя граница распространения глубинных зимних вод, горизонт с максимальным градиентом температур и верхняя граница арктической биогеографической зоны совпадают с глубиной порога.

10. Глубина порога ковшевых губ определяет не только границу между биогеографическими зонами, но и нижний предел распространения жизни.

11. Фауна губы окончательно сложилась к началу суббореальной климатической фазы.

ЛИТЕРАТУРА

- Авилов И. К. Мощность современных осадков и послеледниковая история Белого моря.— Тр. Гос. океаногр. ин-та, 1956, вып. 31, с. 5—57
- Андряшев А. П. Некоторые добавления к системе вертикальной зональности морской донной фауны.— В кн.: Гидробиологические и биогеографические исследования шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л., Наука, 1974, с. 6—7
- Арманд А. Д., Самсонова Л. Я. Морские отложения и голоценовая тектоника района Кандалакши.— В кн.: Основные проблемы геоморфологии и стратификации антропогена Кольского полуострова. Л., Наука, 1969, с. 96—111.
- Галкина Л. А., Позднякова Л. Е., Цеев Т. Я. Губа Канда и ее обитатели.— Океанология, 1963, т. 3, вып. 5, с. 898—906.
- Говберг Л. И. Распределение моллюсков в толще голоценовых осадков Белого моря.— Океанология, 1970, т. 10, вып. 5, с. 837—846.
- Голиков А. Н., Аверинцев В. Г., Бабков А. И., Меншуткина Т. В., Федяков В. В., Шошина Е. В. Биоценозы губы Палкина Белого моря.— Исслед. фауны морей, 1982, вып. 29(37), с. 3—11.
- Гурвич Г. С. Распределение живогных на литорали и сублиторали Бабьего моря.— Исслед. морей СССР, 1934, вып. 20, с. 15—32.
- Гурвич Г. С., Соколова Е. В. К познанию реликтовых водоемов Белого моря.— Тр. ГГИ, 1939, вып. 8, с. 142—163.
- Гурьянова Е. Ф., Ушаков П. В. К фауне Черной губы на Новой Земле.— Исслед. морей СССР, 1928, вып. 6, с. 5—69.
- Дерюгин К. М. Фауна Белого моря и условия ее существования.— Исслед. морей СССР, 1928, вып. 7—8, с. 1—445.
- Евзеров Л. Е., Каган Л. Е., Кошечкин Б. И., Лебедева Р. М. Формирование водных отложений Белого моря в связи с эволюцией природной обстановки в голоцене. Изв. ВГО, 1976, т. 108, вып. 5, с. 421—429.
- Зацепин В. И., Филатова З. И. Двустворчатый моллюск *Syrpina islandica* (L.), его географическое распространение и роль в сообществах донной фауны.— Тр. ИОАН, 1961, т. 46, с. 201—216.
- Книпович Н. М. Несколько слов относительно фауны Долгой губы Соловецкого острова и физико-географических ее условий.— Вестн. естествозн., 1893, вып. 1/2, с. 44—57
- Кошечкин Б. И. Некоторые черты проявления новейших тектонических движений в условиях Кольского полуострова.— В кн.: Геологическое строение, развитие и рудоносность Кольского полуострова. Апатиты, Наука, 1968, с. 214—220.
- Кошечкин Б. И. Голоценовая тектоника восточной части Балтийского щита. Л., Наука, 1979, 160 с.
- Лаврова М. А. Четвертичная геология Кольского полуострова. Л., Наука, 1960, 23
- Ливанов Н. Фауна Глубокой (Долгой) губы Соловецкого острова.— Прилож. к протокам заседаний О-ва естествозн. при Казанском ун-те, 1911, № 268, 9 с.
- Малютин О. И. Бентос Кандалакшского залива Белого моря.— Автореф. канд. дис., М., 1980, 24 с.

- Наумов А. Д. Донная фауна губы Лов (Белое море, Кандалакшский залив) и ее особенности.— В кн.: Экология донного населения шельфовой зоны. М., Наука, с. 128—136.
- Наумов А. Д., Луканин В. В., Ошурков В. В., Федяков В. В. Сообщества бентоса северо-западной части Онежского залива Белого моря.— В кн.: Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Л., Наука, 1982, с. 65—66.
- Наумов А. Д., Луканин В. В., Федяков В. В. Количественное распределение фауны и флоры Двинского залива Белого моря.— В кн.: Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Л., Наука, 1982, с. 65—66.
- Наумов А. Д., Ошурков В. В. Некоторые данные о количественном распределении бентоса Долгой губы Большого Соловецкого острова.— В кн.: Проблемы экологии Белого моря. Тез. докл. Архангельск — Соловки, 1982, с. 43—45.
- Наумов А. Д., Федяков В. В. Зональность распределения донного населения губы Колвица Кандалакшского залива Белого моря.— В кн.: Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Тез. докл. Архангельск, 1985, с. 149—150.
- Невесский Е. Н., Медведев В. С., Калинин В. В. Белое море. Седиментогенез и история развития в голоцене. М., Наука, 1977, 236 с.
- Нинбург Е. А., Биркан В. П., Гребельный С. Д., Иоффе Б. И. Материалы к изучению донной фауны района Северного Архипелага Кандалакшского залива. Тр. Кандак. гос. заповед., 1975, вып. 9, с. 206—227.
- Семенова Н. Л. Некоторые особенности экологии беломорских *Portlandia arctica* (Gray) и *Nuculana pernula* (Müller) (Bivalvia, Nuculanidae).— В кн.: Моллюски: Основные результаты их изучения. Л., Наука, 1979, сб. 6, с. 85—86.
- Федяков В. В. Двустворчатые и раковинные брюхоногие моллюски бентоса Белого моря и закономерности их распределения.— Автореф. канд. дис., Л., 1983, 18 с.
- Чуднов К. Глубокая губа и ее особенности.— Матер. Солов. отд. Архан. о-ва краевед., 1926, вып. 1, с. 59—70.
- Щербинин А. Д. Структура и циркуляция вод Индийского океана. Л. Наука, 1976.
- Jaccard P. The distribution of the flora in the alpine zone.— New Phytol. 1912, vol. 11, p. 37—50.
- Thorson G. Contribution to the animal ecology of the Scoresby sound fjord complex (East Greenland).— Medd. om Gronland, 1934, Bd 100, N 3, 68 p.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МЕЙОБЕНТОСА МИДИЕВЫХ БАНОК КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ

А. М. Шереметевский

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Мидиевые биоценозы — одни из наиболее продуктивных на шельфе Северной Европы. Вследствие большой значимости в экосистемах моря и хозяйственной деятельности человека (Воскресенский, 1948; Seed, 1976; Masson, 1977), биоценозы мидий издавна привлекают к себе внимание исследователей. Изучению мидиевых банок, в том числе и на Белом море, посвящено много работ, но вопросы, связанные с исследованием мейобентоса этих сообществ, практически не разрабатываются.

В настоящее время не вызывает сомнений та значительная роль, какую играет мейобентос в морских экосистемах. Оценочные расчеты (Гальцова, 1984) показывают, что на мейобентос может приходиться более 10% таких энергетических показателей экосистемы, как траты на обмен и ассимилированная энергия. Нам представляется важным рассмотреть количественные характеристики мейобентоса в биоценозе мидий, где макробентос создает биомассы, составляющие десятки килограммов на 1 м² (Луканин и др., 1985; Луканин, 1985).

Имеются данные, подтверждающие, что при угнетающем воздействии на экосистему различных факторов среды мейобентос в определенной мере компенсирует снижение биомасс макробентоса (Шереметевский, 1983). Скажется ли на количественных характеристиках мейобентоса обратная ситуация, когда макробентос в экосистеме развит чрезвычайно сильно, как это имеет место на мидиевых банках? Кроме анализа соотношения количественных характеристик макро- и мейобентоса мидиевых биоценозов Кандалакшского залива Белого моря, нас интересовало распределение мейобентоса внутри самой мидиевой банки.

Материал и методика

Для исследования мейобентоса мидиевых банок были выбраны биоценозы, уже изучавшиеся в течение ряда лет (Луканин и др., *наст. сб.*). Эти банки расположены в Кандалакшском заливе Белого моря в губах Княжая и Падан, а также в эстуарии р. Умба. Работы прово-

дились в течение 1984—1985 гг на НИС Беломорской биологической станции «Ладога», «Онега» и «Картеш». Пользуясь случаем, хотелось бы выразить благодарность всем участникам этих нелегких экспедиций.

Легководолазная методика гидробиологических исследований позволила автору отбирать количественные пробы мейобентоса в различных ярусах мидиевых биоценозов, распространенных до глубин 15 м. Станции на мидиевых банках располагались на верхнем и нижнем краях и в наиболее заселенной центральной части поселения. Визуальный контроль отбора проб позволил при обработке материала учитывать проективное покрытие мидий в биоценозе.

На участках, свободных от мидий, грунт представлен заиленным песком с включениями различных количеств щебня, камней и органических остатков. На этих участках количественные пробы собирались с помощью водолазных пробоотборников для мейобентоса (Аверинцев и др., 1982) с площадью захвата грунта 22 см^2 . Заглубление прибора в грунт на 50 мм позволяет собрать практически всю мейофауну, обитающую в 1—2 верхних сантиметрах рыхлого грунта в сублиторали (Броцкая, 1950; Гальцова, 1976).

Мидии в биоценозе, особенно в центральной части банки, зачастую располагаются в несколько этажей. Такое многослойное расположение живых мидий и ракуши сопровождается большим количеством пустот. Мы предположили, что в таких условиях мейобентос населяет субстрат значительно глубже по вертикали. Чтобы исключить возможные ошибки, для отбора количественных проб мейобентоса, обитающего непосредственно среди мидий, нами применялся пробоотборник с площадью захвата грунта 40 см^2 и заглублением в субстрат на 150 мм. В этом случае собиралась мейофауна, обитающая среди мидий и ракуши, а также и под ними.

Количественные характеристики мейобентоса, рассчитывавшиеся для отдельных станций и всей банки в целом, находили суммированием характеристик, полученных для участков, заселенных и не заселенных мидиями, с учетом их проектированного покрытия.

Количественные данные по макробентосу мидиевых биоценозов, приводящиеся в тексте, рассчитывали по материалам В. В. Луканина и В. В. Федякова за 1984—1985 гг

Результаты

Мидиевая банка в губе Княжая

На мидиевой банке в губе Княжая, расположенной на глубинах от 1.5 до 7 м, среди животных эвмейобентоса были отмечены нематоды, гарпактикоиды, остракоды, фораминиферы и турбеллярии (последние найдены в небольшом количестве на верхней границе мидиевого биоценоза, наиболее подверженной влиянию речного стока). По верхнему краю банки, на глубине 1.5—2 м, отмечены представители солоноватоводной и пресноводной фауны. Это хирономиды *Cricotopus vitripennis* (определение В. В. Ошуркова) и 2 вида коло-

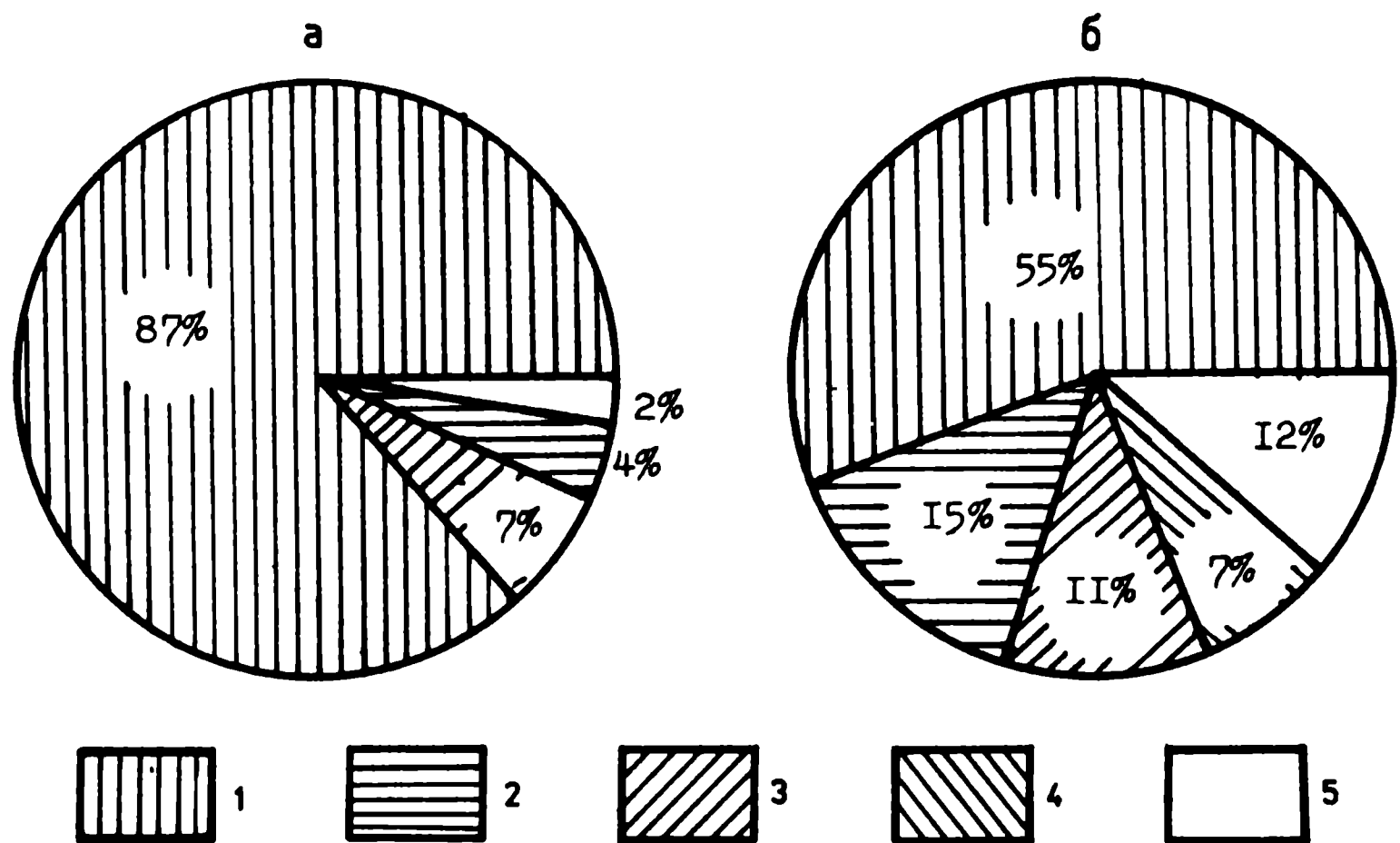


Рис. 1. Распределение животных различных систематических групп (%) в эвмейобентосе мидиевого биоценоза губы Княжая.

биомасса 1 — нематоды, 2 — фораминиферы, 3 — гарпактикоиды, 4 — остракоды, 5 — прочие

враток. Из животных псевдомейобентоса на мидиевой банке в губе Княжая найдены многощетинковые черви и молодь двустворчатых моллюсков.

Наиболее существенную роль в эвмейобентосе мидиевого биоценоза в этом районе играют нематоды (рис. 1, а), составляющие в среднем 87% плотности поселений животных эвмейобентоса. За счет нематод образуется также 55% биомассы всего эвмейобентоса (рис. 1, б). Заметные доли общей биомассы эвмейобентоса приходятся здесь на фораминифер (15%) и гарпактикоид (11%). Остракоды, турбеллярии и представители других групп животных в формировании количественных показателей эвмейобентоса значительной роли не играют.

На верхней границе мидиевого биоценоза, где мидии занимают 10—20% площади дна, плотность поселений эвмейобентоса составляет 860 тыс. экз./м², а биомасса — около 1 г/м². При увеличении доли площади дна, занятой мидиями, до 40—50% плотность поселений эвмейобентоса снижается до 280 тыс. экз./м², а биомасса — до 0.47 г/м². В центре банки, где участки, занятые мидиями, уже составляют 80—90% общей площади дна, плотность поселений эвмейобентоса уменьшается до 100 тыс. экз./м², а биомасса — до 0.14 г/м².

Таким образом, обнаруживается тенденция к увеличению плотности поселений и биомассы животных эвмейобентоса при продвижении от центра банки к ее периферии. Сравнение характеристик эвмейобентоса, обитающего на участках, занятых мидиями с соответствующими характеристиками эвмейобентоса, населяющего свободные от мидий участки грунта, показывает, что первые на порядок величин уступают вторым. Это дает нам возможность предположить,

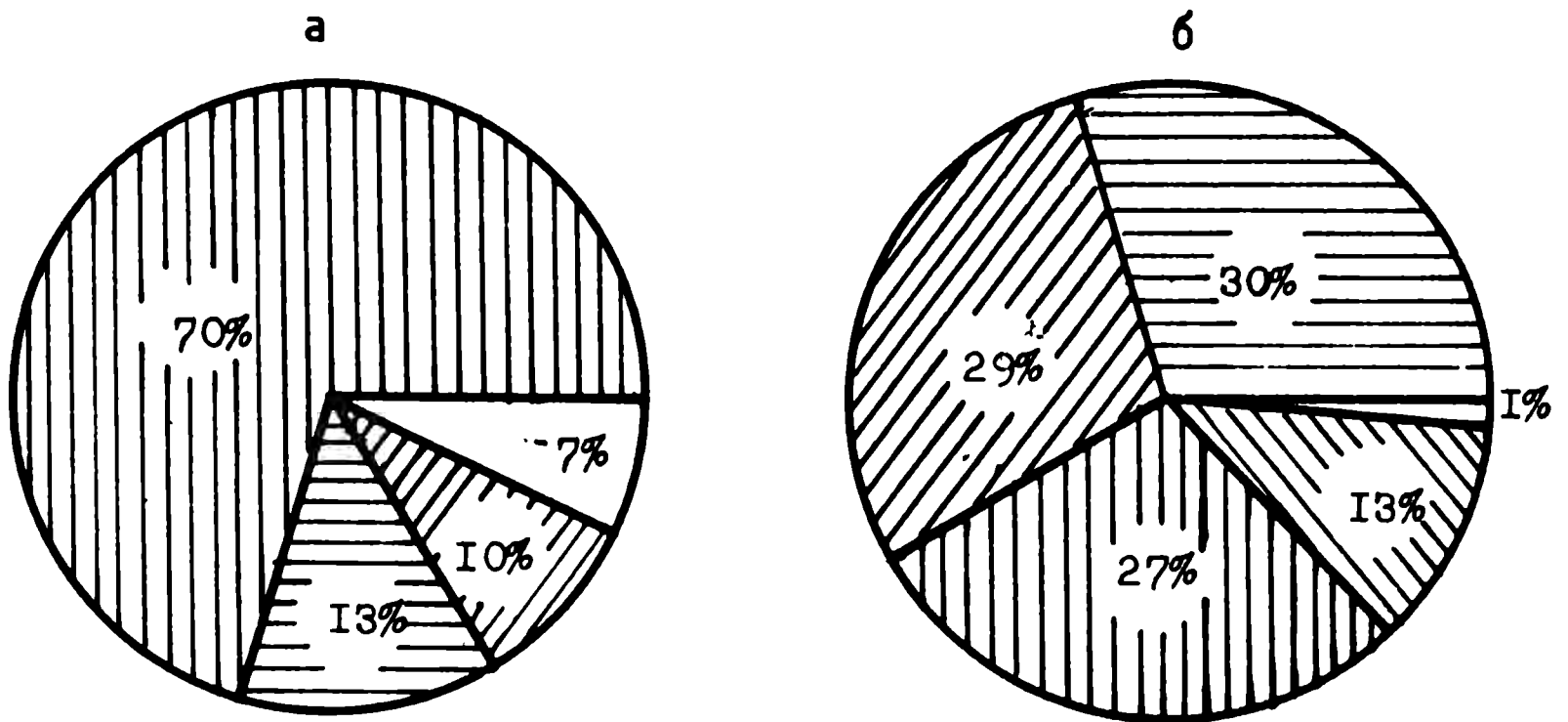


Рис. 2. Распределение животных различных систематических групп (%) в эвмейобентосе мидиевого биоценоза губы Падан.
Обозначения как на рис. 1

что описанное выше распределение эвмейобентоса в биоценозе связано прежде всего с распределением вида-эдификатора.

Для макро- и мейобентоса мидиевого биоценоза губы Княжая можно привести следующие количественные показатели: средняя плотность поселений макробентоса составляет 9.2 ± 1.4 тыс. экз./м², а эвмейобентоса — 370 ± 150 тыс. экз./м²; средняя биомасса макробентоса биоценоза достигает 13700 ± 4850 г/м², а эвмейобентоса — 0.49 ± 0.2 г/м². Таким образом, можно считать, что на мидиевой банке в губе Княжая при превышении плотности поселений эвмейобентоса плотности поселений организмов макробентоса в 40 раз биомассы эвмейобентоса составляют совершенно незначительную долю общей биомассы бентоса биоценоза.

Мидиевая банка в губе Падан

В губе Падан работы проводились на мидиевой банке, расположенной в мелководном, глубиной до 2—3 м проливе, соединяющем две части бухты. Сильные течения в проливе способствуют значительному развитию бентоса в данном биоценозе. Так же, как и в губе Княжая, из животных эвмейобентоса здесь были встречены нематоды гарпактикоиды, фораминиферы, остракоды и турбеллярии. Поскольку в бухту не впадают сколько-нибудь значительные реки, в эвмейобентосе отсутствуют пресноводные и солоноватоводные формы. Из животных псевдомейобентоса на мидиевой банке обнаружены многощетинковые черви и двустворчатые моллюски.

Если рассматривать численность животных эвмейобентоса, то наиболее значительны в мидиевом биоценозе губы Падан нематоды (рис. 2, а), на которые в среднем приходится около 70% плотности поселений всего эвмейобентоса. Плотность поселения фораминифер и гарпактикоид в среднем составляет соответственно 13% и 10%, а остракод — около 6% суммарной плотности поселений эвмейобентоса. По биомассе животных эвмейобентоса значение фораминифер,

гарпактикоид и нематод (рис. 2, б) выравнивается. Животные этих групп эвмейобентоса формируют соответственно 30%, 29% и 27% биомассы эвмейобентоса. На долю остракод приходится около 13% общей биомассы эвмейобентоса.

Распределение мидий в губе Падан отличается от распределения этих моллюсков в губе Княжая. Если в губе Княжая мидиевая банка характеризуется постепенным увеличением плотности поселений мидий от периферии к центру банки, что сказывается на распределении животных эвмейобентоса, то плотность поселений мидий на банке в губе Падан почти не изменяется в различных частях банки: и на краях ее, и в центре. В проливе, где располагается банка, мидии расстилаются практически сплошным ковром с глубины 0.5 м до 2—3 м. Участки грунта, представленные заиленным песком со щебнем и камнями, не занятые мидиями и на краях банки, и в центре, составляют не больше 5—10% общей площади горизонта. По-видимому, равномерное распределение мидий на банке в губе Падан определяет столь же равномерное распределение плотности поселений и биомасс животных эвмейобентоса. Так, плотность поселений эвмейобентоса колеблется здесь от 108 до 128 тыс. экз./м², а биомассы — от 0.3 до 0.33 г/м².

Для мидиевого биоценоза, расположенного в губе Падан, можно привести следующие количественные показатели бентоса: средняя плотность поселений организмов макробентоса здесь составляет 4 ± 1.3 тыс. экз./м², а поселений животных эвмейобентоса — 121 ± 11.7 тыс. экз./м²; средняя биомасса макробентоса на банке достигает 19800 ± 4840 г/м², а эвмейобентоса — 0.31 ± 0.06 г/м². Эвмейобентос мидиевой банки в губе Падан, превышая по плотности поселений макробентос в 30 раз, так же, как и в губе Княжая, составляет совершенно незначительную часть биомассы банки.

То, что макробентос мидиевого биоценоза, достигающий на банке громадного развития, оказывает биотическое воздействие на эвмейобентос, подтверждает и то обстоятельство, что в соседнем биоценозе *Laminaia saccharina*, где биомасса макробентоса составляет всего лишь 0.5 кг/м², биомасса животных эвмейобентоса поднимается до бóльшего уровня, достигая 2.1 г/м².

Мидиевая банка в эстуарии р. Умба

Мидиевый биоценоз, расположенный в р. Умба при ее впадении в море, по ряду показателей отличается от описанных выше мидиевых банок. Прежде всего, следует отметить, что в настоящее время он находится в состоянии деградации. Если в 1981—1982 гг. средняя биомасса мидий здесь составляла 9 кг/м², то в 1984—1985 гг. эта характеристика не превышала 5 кг/м². Визуальный осмотр банки позволяет отметить большое количество отмерших моллюсков. Более того, в 1981—1982 гг. банка располагалась на глубинах 1.5—15 м, а в настоящее время — 5—15 м.

В эвмейобентосе эстуарной мидиевой банки отмечены нематоды, гарпактикоиды, фораминиферы, остракоды и галакариды. Из живот-

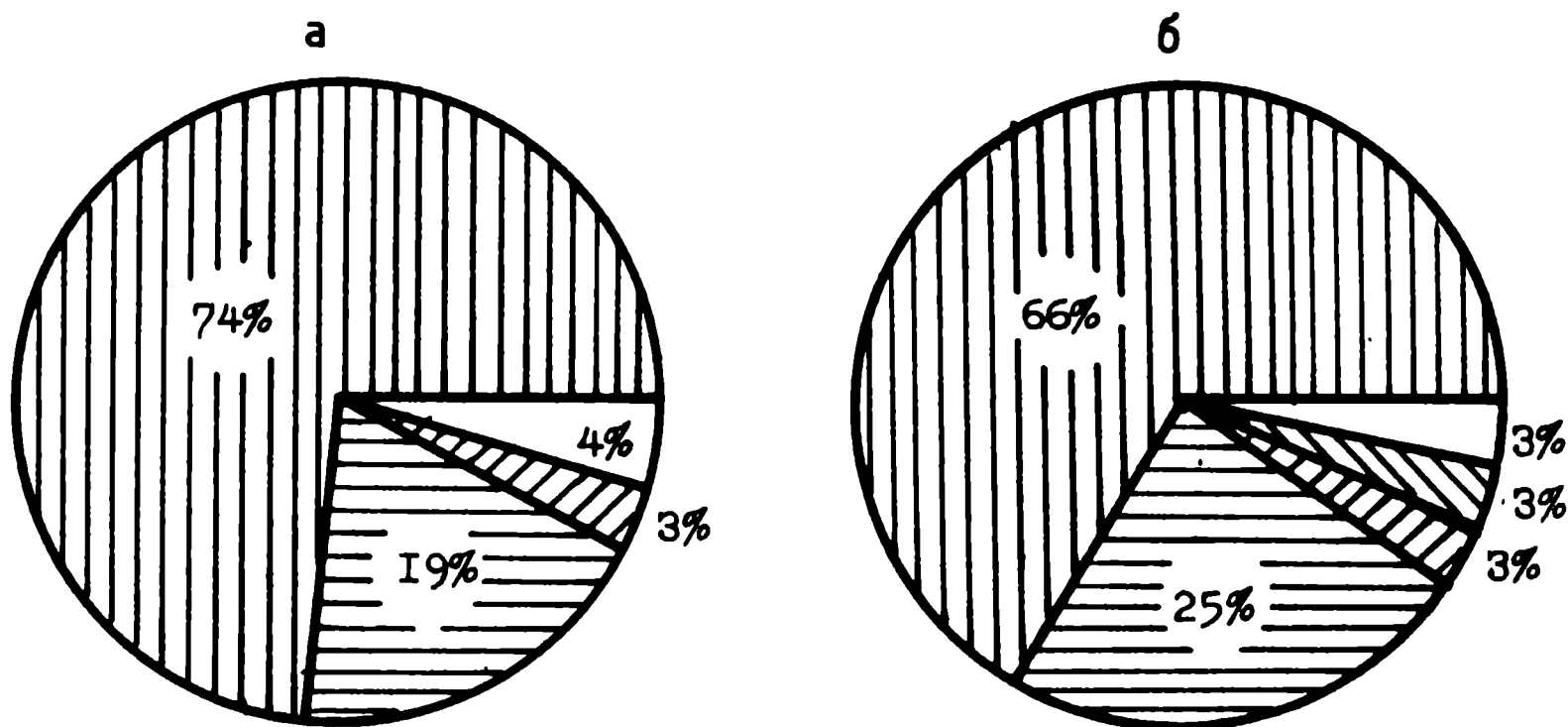


Рис. 3. Распределение животных различных систематических групп (%) в эвмейобентосе мидиевого биоценоза в эстуарии р. Умба.

Обозначения как на рис. 1

ных псевдомейобентоса найдены двустворчатые моллюски, немертины и равноногие раки.

Наибольшее значение в образовании плотности поселений эвмейобентоса на банке мидий в р. Умба имеют нематоды (рис. 3, а), составляющие 74% общей плотности поселений эвмейобентоса. Фораминиферы стоят на втором месте, образуя 19% этого показателя эвмейобентоса. Некоторые отклонения в соотношении отдельных групп в эвмейобентосе в рассматриваемой банке определяются, по-видимому, изменениями в режиме функционирования сообщества. Нематоды, доминирующие по численности остаются здесь доминантами и в образовании биомассы, что можно объяснить значительным количеством среди этих животных весьма крупных представителей рода *Enoplus*. В среднем на долю нематод приходится 66% общей биомассы эвмейобентоса (рис. 3, б), а на долю фораминифер — 25%. Средний вес нематод эстуарной мидиевой банки на порядок превышает средний вес нематод в губе Княжая. Если в первом случае он колеблется в различных пробах от 0.0071 до 0.013 мг, то в губе Княжая средний вес нематод изменяется в пределах от 0.0005 до 0.00131 мг.

На верхней кромке мидиевой банки в эстуарии реки мидии занимают 10—20% общей площади. Остальной грунт представлен заиленным песком со щебнем, гравием и ракушей. На глубинах 5—7 м, что соответствует верхнему пределу распространения мидий в настоящее время, плотность поселений животных эвмейобентоса составляет на разных склонах речного ложа 134 и 200 тыс. экз./м², а биомасса — около 1.5 г/м². В центре банки мидии занимают до 90% площади дна. Здесь количественные характеристики эвмейобентоса уменьшаются в несколько раз. Так, например, биомасса животных эвмейобентоса составляет в центре банки лишь 0.3 г/м². Такая картина вполне совпадает с распределением количественных характеристик эвмейобентоса в зависимости от характера распределения мидий в биоценозе, как это показывает изучение мейобентоса на банках в губах Княжая и Падан.

Для мидиевой банки в эстуарии р. Умба мы приводим следующие количественные показатели бентоса: при средней плотности поселений организмов макробентоса 15.3 ± 7 тыс. экз./м² средняя плотность поселений эвмейобентоса составляет 163 ± 19.5 тыс. экз./м², а при средней биомассе организмов макробентоса 11000 ± 3000 г/м² средняя биомасса животных эвмейобентоса составляет 1.1 ± 0.4 г/м². Некоторое превышение средней биомассы эвмейобентоса на мидиевой банке в эстуарии р. Умба, по сравнению с другими исследованными банками, может быть объяснено общей деградацией банки, а, значит, и ослаблением биотического воздействия на мейобентос со стороны макробентоса. Кроме того, несмотря на небольшую плотность поселений, биомассы эвмейобентоса здесь достаточно велики лишь благодаря присутствию очень крупных нематод из рода *Enoplus*.

Средние количественные характеристики мейобентоса мидиевых биоценозов, полученные нами для Кандалакшского залива Белого моря, вполне соответствуют характеристикам мейобентоса в подобном биоценозе, расположенном в совершенно другой акватории. По нашим данным, в биоценозе *Crenomytilus grayanus* + *Protothaca adamsi*, исследовавшемся в лагуне Буссе у южного Сахалина, при биомассе макробентоса в 16320 г/м² биомасса эвмейобентоса составила 0.77 г/м², что очень близко к средней биомассе эвмейобентоса мидиевых биоценозов Кандалакшского залива, достигающей 0.63 г/м². Следует, правда, отметить, что плотность поселений эвмейобентоса в сообществе мидии Грея почти вдвое меньше этого показателя эвмейобентоса беломорских мидий. Последнее указывает на то, что весовые характеристики эвмейобентоса из лагуны Буссе значительно выше.

Сходство в абсолютных величинах и соотношении биомасс макро- и эвмейобентоса двух столь отдаленных районов подтверждает репрезентативность полученных нами количественных характеристик мейобентоса и реальность выявленных общих тенденций в распределении мейобентоса мидиевых биоценозов.

Заключение

В заключение следует отметить, что в мидиевых биоценозах Кандалакшского залива Белого моря, в которых биомассы макробентоса превышают 10 кг/м², эвмейобентос характеризуется незначительными биомассами, меньшими 1 г/м². Следует также подчеркнуть противоположную направленность в распределении количественных характеристик макро- и мейобентоса на мидиевых банках Кандалакшского залива. Это проявляется при сравнении биомасс макро- и эвмейобентоса, когда увеличению биомасс макробентоса на отдельных горизонтах биоценоза соответствует уменьшение биомасс эвмейобентоса. Об антагонизме в распределении макро- и эвмейобентоса на мидиевых банках говорит и то, что громадным биомассам макробентоса соответствуют меньшие, чем в соседних биоценозах, биомассы эвмейобентоса.

Частным случаем, доказывающим взаимосвязь в развитии двух важнейших категорий бентоса в биоценозе мидий, можно рассматривать и то, что при равномерном распределении мидий по всей исследованной площади биоценоза количественные характеристики эвмейобентоса остаются постоянными, что видно на примере мидиевой банки в губе Падан.

ЛИТЕРАТУРА

- Аверинцев В. Г., Голиков А. Н., Сиренко Б. И., Шереметевский А. М. Количественный водолазный метод гидробиологических исследований.— В кн.: Подводные гидробиологические исследования. Владивосток, изд. ДВНЦ АН СССР, 1982, с. 48—56.
- Броцкая В. А. Микробентос литорали Белого моря.— Тр. Всесоюзн. гидробиол. о-ва, 1950, т. 3, с. 179—193.
- Воскресенский К. А. Пояс фильтраторов как биогидрологическая система моря.— Тр. Гос. океанограф. ин-та, 1948, вып. 6(18), с. 55—120.
- Гальцова В. В. Свободноживущие морские нематоды как компонент мейобентоса губы Чупа Белого моря.— В кн.: Нематоды и их роль в мейобентосе. Л., Наука, 1976, с. 165—270.
- Гальцова В. В. Роль морских нематод в энергетическом балансе экосистем.— Биология моря, 1984, № 3, с. 38—45.
- Луканин В. В. Распространение мидии *Mytilus edulis* в Белом море.— В кн.: Исследование мидии Белого моря. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1985, с. 45—58.
- Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. О характерных чертах мидиевых биоценозов Белого моря.— В кн.: Исследование мидии Белого моря. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1985, с. 59—69.
- Шереметевский А. М. Количественные исследования мейобентоса шельфов южного Сахалина, восточной Камчатки и Новосибирских островов.— Автореф. канд. дис., Л., 1983, 22 с.
- Masson J. Cultivation. Marine mussels. Their ecology and physiology. Ed. by Bayne B. L., 1977, p. 385—410.
- Seed R. Ecology. Chapter 2 in: Marine mussel: their ecology. Ed. B. B. L. Bayne, Cambridge, 1976, 506 p.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ, СОПУТСТВУЮЩИХ *MYTILUS EDULIS* L. В БИОЦЕНОЗЕ ОБРАСТАНИЯ ИСКУССТВЕННЫХ СУБСТРАТОВ МАРИКУЛЬТУРЫ МИДИИ

В. В. Халаман

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

В связи с развитием марикультуры мидии на Белом море все большее значение приобретает вопрос о роли животных, сопутствующих *Mytilus edulis* в биоценозах обрастания искусственных субстратов. Характеру развития и структуре подобных биоценозов было посвящено немало работ (Ошурков, 1983; Ошурков, Серавин, 1983; Сиренко, Кунин, 1978, и др.), однако значительные площади мидиных хозяйств и особенности биотехнологии выращивания мидии (Кулаковский, Кунин, 1983) накладывают свой отпечаток на распределение животных в биоценозе обрастания по сравнению с условиями, в которых проводились указанные исследования. Настоящая работа посвящена выяснению некоторых закономерностей распределения животных, входящих в состав обрастания в условиях опытно-промышленного хозяйства по выращиванию мидии.

Материал и методика

Материал для данного исследования был собран в июле—августе 1983 г. с экспериментальных плотов-коллекторов и в августе—сентябре 1984 г. с установок опытно-промышленного мидиевого хозяйства, расположенных в проливе между о. Феттах и м. Картеш губы Чупа Кандалакшского залива Белого моря.

Всего был обработан 1 субстрат с экспериментальных плотов-коллекторов после 5 лет экспозиции в море и 4 субстрата с опытно-промышленного хозяйства, находившихся в воде второй год (рис. 1). Каждый субстрат, взятый с опытно-промышленного хозяйства, представлял собой ленту дели шириной около 20 см и длиной 2,5 м. Эти субстраты разрезали на 25 отрезков по 10 см, каждому из которых придавали значение отдельной пробы. Выбранный способ сбора проб был обусловлен прежде всего тем, что мы были ограничены в количестве предоставленных для работы субстратов, так как с данного хозяйства планируется получение определенной промышленной продукции.

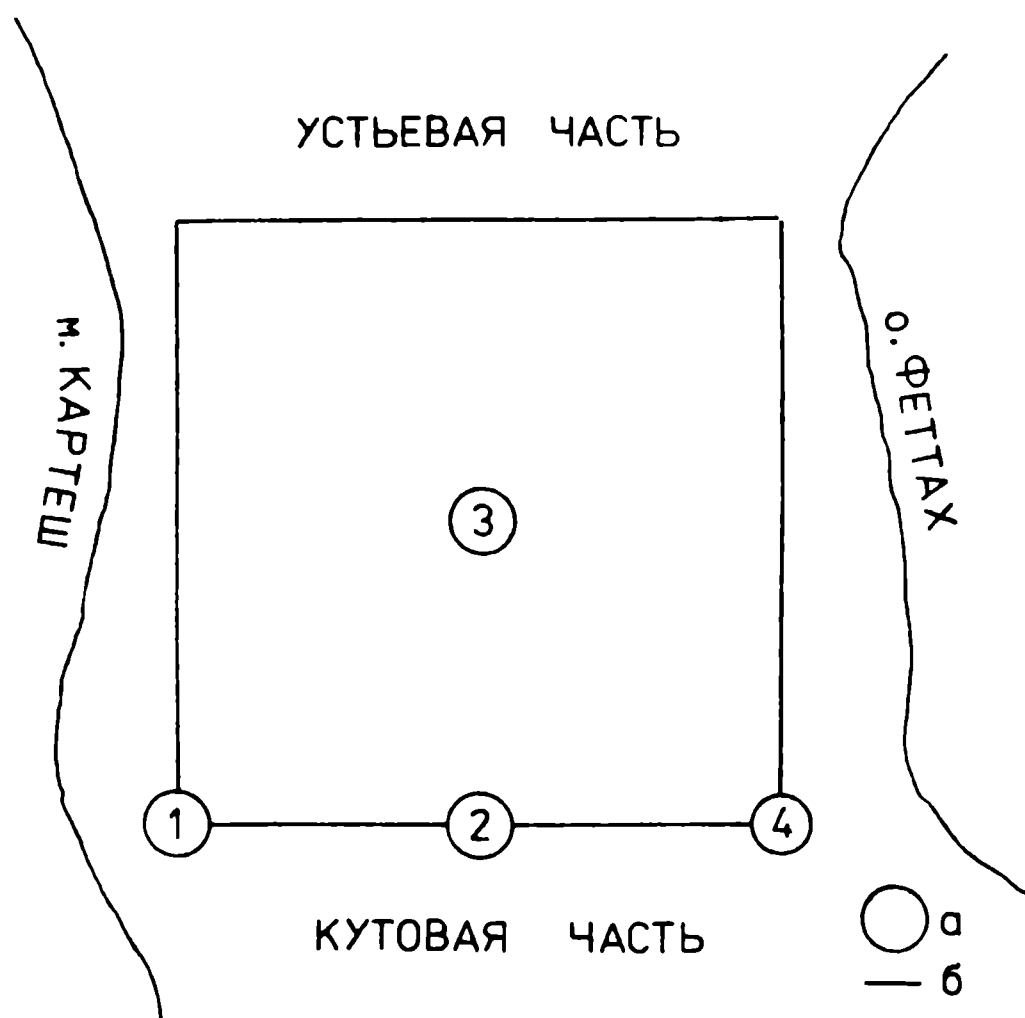


Рис. 1. План-схема расположения исследованных субстратов опытно-промышленного хозяйства марикультуры мидии.
 а — место взятия и номер субстрата, б — граница опытно-промышленного хозяйства.

В пробах определялись численность и биомасса каждого вида макрообрастателей в отдельности, причем мидии не учитывались. Таким образом были обработаны 99 проб.

Между видами, зарегистрированными на исследованных субстратах, на основании данных по их биомассе и плотности поселения были рассчитаны коэффициенты корреляции. Полученные матрицы корреляций позволили провести факторный анализ (метод главных компонентов) и построить графы, узлами в которых являются виды, а линиями, связывающими узлы — отрицательные или положительные корреляции между ними, имеющие значения по модулю выше критического уровня, установленного для данного исследования и равного 0,19. Хотя в анализ были включены все виды макрообрастателей, встреченные нами на субстратах, в настоящей работе при составлении корреляционной матрицы, графов и описании результатов факторного анализа приняты во внимание только массовые виды и опущены встречающиеся редко и в небольшом количестве.

Результаты и обсуждение

Коэффициент корреляции между численностью и биомассой каждого из видов составил не менее 0,80, поэтому результаты, полученные при математической обработке данных с использованием в качестве показателя обилия вида как биомассы, так и плотности поселения, оказались сходными и в основных чертах дублирующими друг друга. Из графика (рис. 2), построенного на основании корреляции

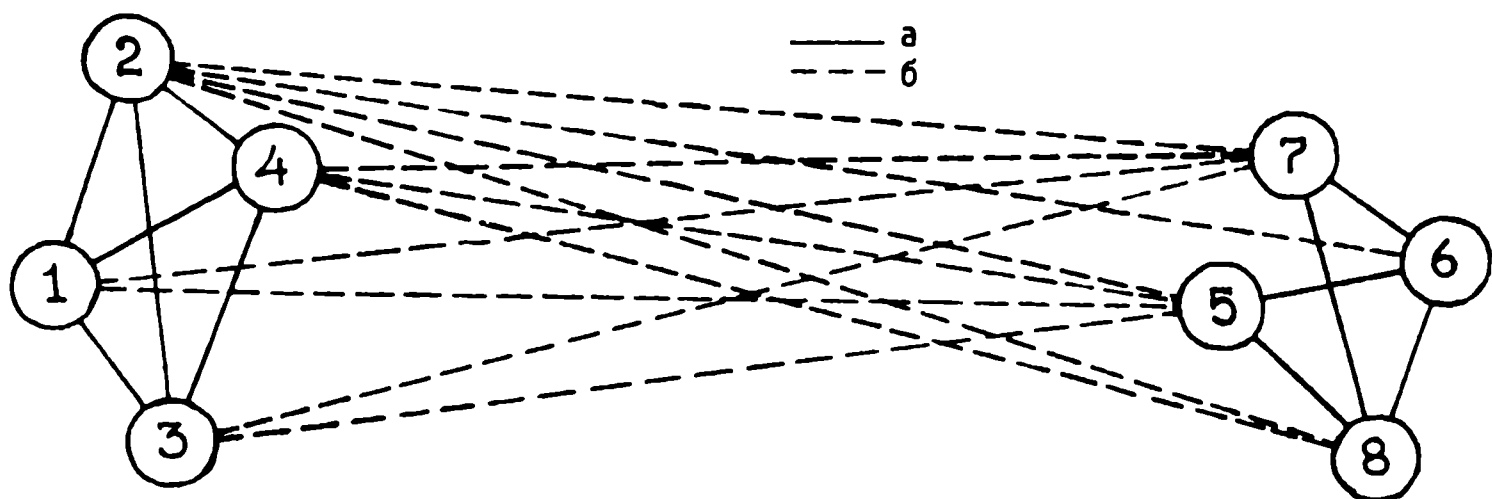


Рис. 2. Граф корреляции между видами биоценоза обрастания искусственных субстратов опытно-промышленного хозяйства марикультуры мидий.

a — положительные корреляции, *b* — отрицательные корреляции 1 *Hiatella arctica*, 2 *Nereis pelagica*, 3 — *Neoamphitrite figulus*, 4 — сцифистома, 5 *Nereis virens*, 6 *Nereimyra punctata*, 7 *Obelia longissima*, 8 — *Gammarus sp.*

ляционных матриц (см. табл.), видно, что виды, входящие в биоценоз обрастания искусственных субстратов марикультуры мидии, «распались» на две группы, причем формы, составляющие каждую из этих групп, имеют между собой положительные корреляции, а виды из разных групп — отрицательные. В первую группу (№ 1) входят *Nereis pelagica*, *Neoamphitrite figulus*, *Hiatella arctica* и сцифистомы медуз, в массе встречающиеся на раковинах *H. arctica*. Во вторую (группа № 2) входят *Nereimyra punctata*, *Nereis virens*, *Obelia longissima*, *Gammarus sp.* Разделение обрастателей на указанные группы подтвердил и факторный анализ (рис. 3).

Каждая из выделенных групп превосходит по обилию другую на субстратах, расположенных в разных участках опытно-промышленного хозяйства. Первая доминирует на субстрате № 3 из центра хозяйства, а вторая — на субстратах № 2 и № 4, взятых из центра кутовой части и ближе к о. Феттах. Субстрат № 1, расположенный ближе к м. Картеш, характеризуется равным обилием видов обеих групп.

По данным А. И. Бабкова, в проливе между м. Картеш и о. Феттах скорость течения воды в верхнем 3-метровом слое, где и располо-

Матрица корреляций между видами биоценоза обрастания искусственных субстратов опытно-промышленного хозяйства марикультуры мидий по биомассе видов (над диагональю) и по плотности поселения (под диагональю)

Виды	<i>H. arctica</i>	<i>N. punctata</i>	<i>N. pelagica</i>	<i>N. virens</i>	<i>N. figulus</i>	<i>Gammarus sp.</i>	<i>O. longissima</i>	Сцифистома
<i>H. arctica</i>	1,00	—	0,44	—0,21	0,48	—	—0,23	0,69
<i>N. punctata</i>	—	1,00	—0,40	0,25	—	0,22	0,46	—
<i>N. pelagica</i>	0,49	—0,27	1,00	—0,34	0,47	—0,31	—0,58	0,56
<i>N. virens</i>	—0,24	0,24	—0,36	1,00	—	—	—	—0,30
<i>N. figulus</i>	0,36	—	0,51	—0,26	1,00	—	—	0,41
<i>Gammarus sp.</i>	—	0,27	—0,22	0,25	—	1,00	0,44	—0,39
<i>O. longissima</i>	—	0,54	—0,61	—	—0,23	—0,29	1,00	—0,46
Сцифистома	0,80		0,53	—0,30	0,30	—0,39	—0,38	1,00

Примечание () — недостоверные корреляции.

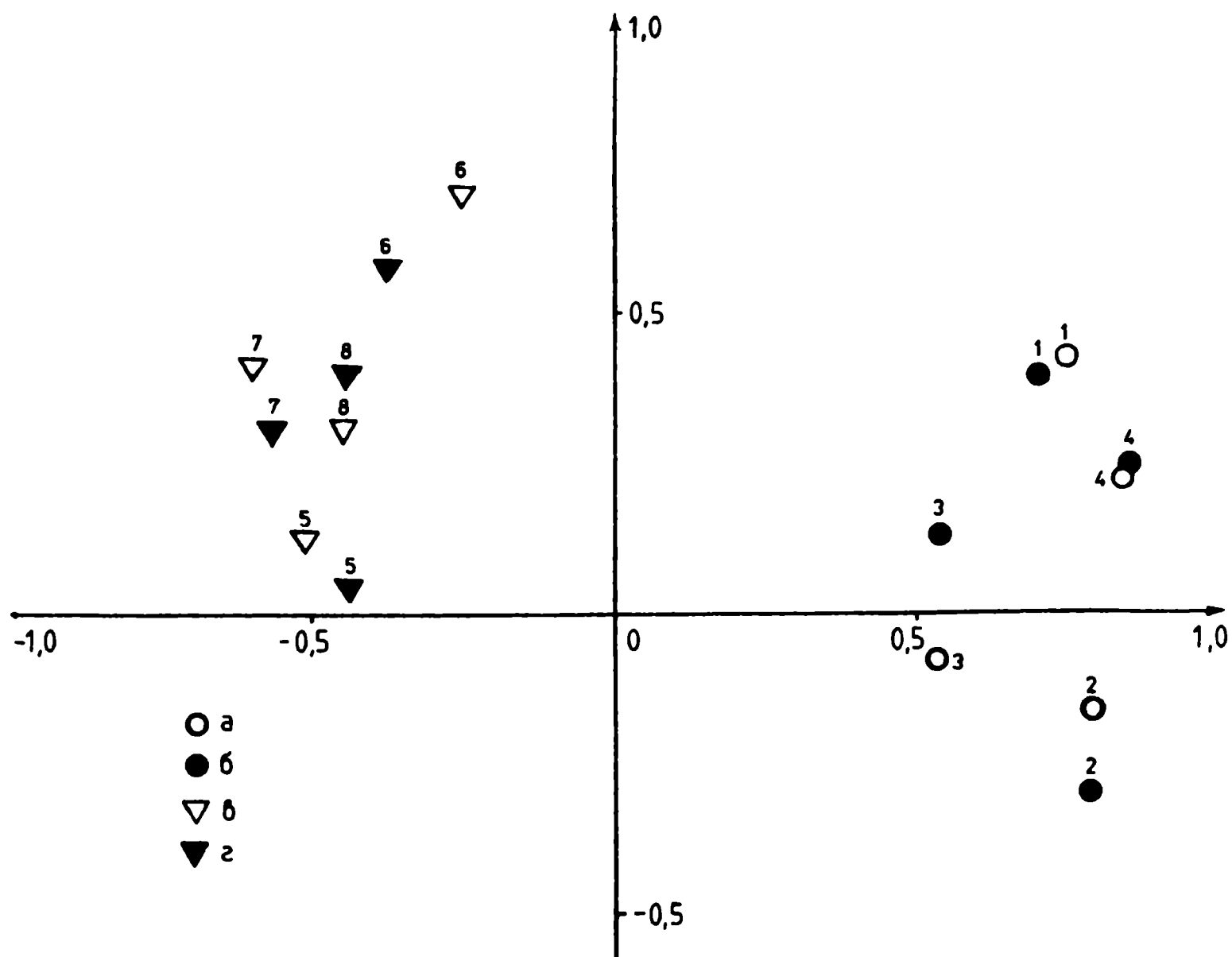


Рис. 3. Положение видов биоценоза обрастания искусственных субстратов опытно-промышленного хозяйства марикультуры мидии в плоскости первых двух главных компонент.

а — главные компоненты видов, входящих в первую группу (по данным о плотности поселения);
б — то же по данным о биомассе; *в* — главные компоненты видов, входящих во вторую группу (по данным о плотности поселения); *г* — то же по данным о биомассе
Условные обозначения как на рис. 2. По оси абсцисс — факторные нагрузки видов в системе первой ко. поненты, по оси ординат — то же самое для второй компоненты.

жены искусственные субстраты, различна у островного и материкового берегов. На прибылой воде у о. Феттах скорость течения несколько больше, чем у м. Картеш, и достигает 3—4 см/с. На убылой воде эта разница возрастает еще больше, а скорости течения составляют 5 см/с у острова и 1 см/с у берега.

Если принять во внимание то, что из-за плотной постановки субстратов водообмен в центре хозяйства сильно ослаблен по сравнению с периферией, то вероятнее всего предположить, что фактором, по которому разделяются две указанные группы видов, является именно скорость течения воды. Таким образом, первую компоненту можно интерпретировать как интенсивность гидродинамических процессов. Тогда виды, входящие во вторую группу, как более требовательные к водообмену занимают преимущественно субстраты, расположенные на периферии хозяйства и ближе к о. Феттах, где скорость течения сравнительно высока.

Виды же первой группы, менее требовательные к водообмену, оттеснены к материковому берегу и в центр хозяйства.

Как видно из графа (рис. 2), в первой группе из шести возможных корреляций между видами все шесть достоверны, а во второй — только пять из тех же шести возможных. К тому же среднее

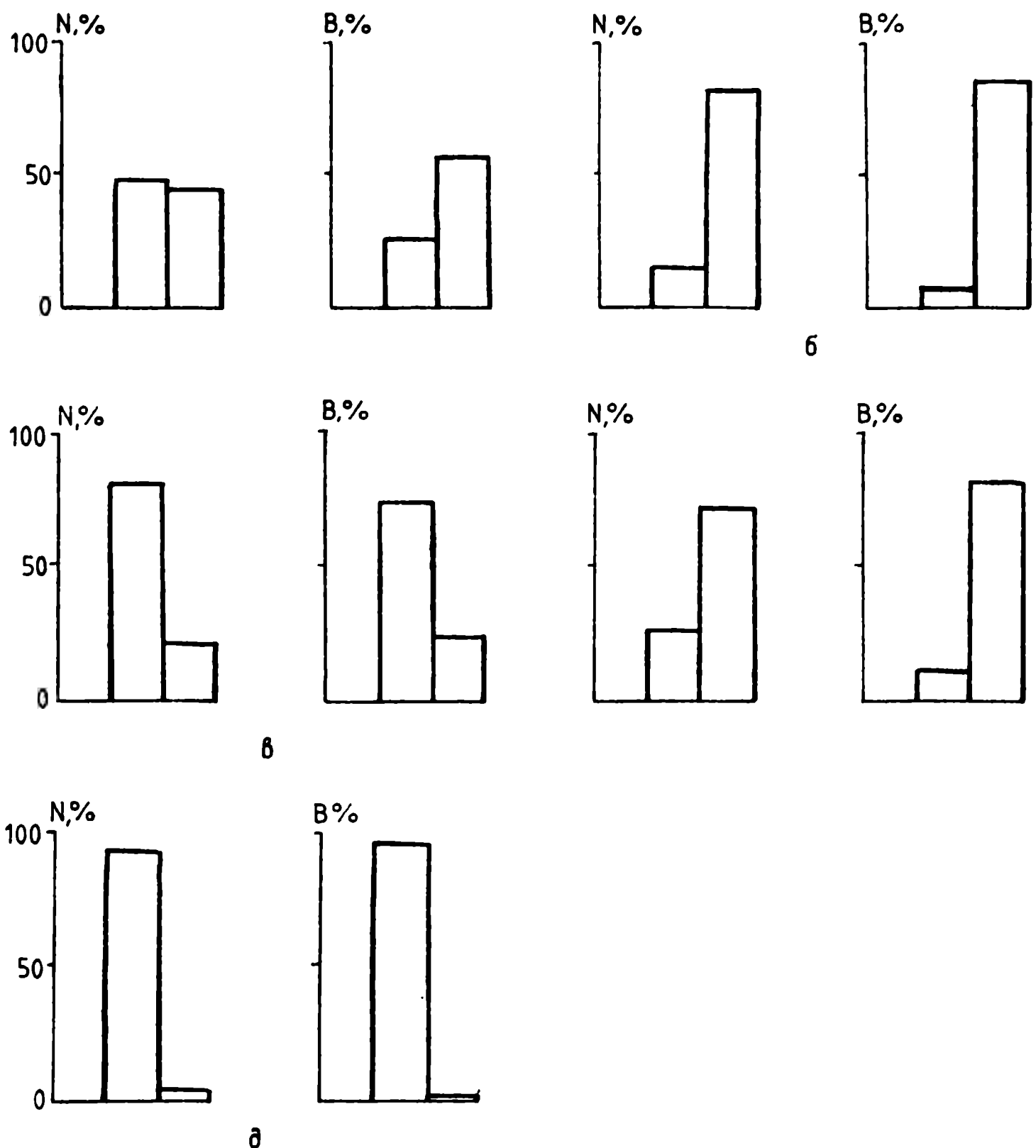


Рис. 4. Соотношение плотности поселения (N) и биомассы (B) видов первой (левый столбец) и второй (правый столбец) групп на искусственных субстратах опытно-промышленного хозяйства марикультуры мидий (%).

субстрат № 1, б — субстрат № 2, в — субстрат № 3, г — субстрат № 4, д — субстрат с экспериментальных плотов-коллекторов пятилетней экспозиции.

значение коэффициента корреляции в первой группе выше, чем во второй: $0,50 \pm 0,086$ и $0,33 \pm 0,091$ соответственно.

Исходя из сказанного выше, можно предположить, что первая группа видов является более устойчивой, а существование, тем более доминирование второй может носить временный характер. По-видимому, доказательством тому может служить тот факт, что на субстрате пятилетней экспозиции, имеющем развитый климаксный биоценоз обрастания, виды, входящие во вторую группу, практически отсутствовали, тогда как виды первой группы доминировали и по плотности поселения, и по биомассе (рис. 4). Однако этот субстрат был взят с экспериментальных плотов-коллекторов, а не с опытно-промышленного хозяйства, и формирование и развитие обрастания на нем происходило в несколько иных условиях, в частности, при отсутствии нарушения водообмена в проливе из-за установки плотов

опытно-промышленного хозяйства. Различия между составом сообщества обрастания на пятилетнем субстрате и на субстратах опытно-промышленного хозяйства, имевших второй год экспозиции, могли вызвать не только явления сукцессионного типа, но и особенности каждого конкретного года, в который формируется данное сообщество, поэтому для окончательного выяснения вопроса о соотношении выделенных групп видов необходимы дополнительные исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л.* Теоретические основы культивирования мидий в Белом море. Л., Наука, 1983, 36 с.
- Ошурков В. В.* Формирование и структура сообществ обрастания в Кандалакшском заливе Белого моря.— Автореф. канд. дис., Владивосток, 1983, 25 с.
- Ошурков В. В., Серавин Л. Н.* Формирование сообществ обрастания в губе Чупа (Белое море).— Вестн. ЛГУ, 1983, № 3, с. 37—46.
- Сиренко Б. И., Кунин Б. Л., Ошурков В. В., Катаева Т. К., Бабков А. И., Голиков А. Н., Хлебович В. В., Кулаковский Э. Е.* Сукцессии биоценозов обрастаний на искусственном субстрате в Белом море.— В кн.: Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. Л., Наука, 1978, с. 10—13.

УДК 591.524.11

История изучения бентоса Белого моря в Зоологическом институте АН СССР (вместо предисловия). Скарлато О. А., Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. — В кн.: Экологические исследования донных организмов Белого моря. Л. Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 3—4.

Кратко рассмотрены основные этапы исследований Зоологического института АН СССР на Белом море. Показаны преемственность и многоплановость тем, затронутых в работах института и освещаемых в статьях настоящего сборника.

УДК 591.524.11:594.32

Особенности экологии *Littorina saxatilis* (Olivi) из эстуариев Белого моря. Бергер В. Я. — В кн.: Экологические исследования донных организмов Белого моря. Л., Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 5—16.

Изучены закономерности вертикального распределения, численность, темп роста, плодовитость литторин, собранных в эстуариях рек Пила, Гридина, Колвица и на открытых участках морского побережья (мыс Картеш, губа Чупа). Показано, что эстуарные моллюски имеют более высокий темп роста и большую плодовитость, чем *L. saxatilis* с открытых участков морского побережья. Предполагается, что эти различия обусловлены изменениями образа жизни эстуарных моллюсков, связанными с их перемещением в более глубокие горизонты, характеризующиеся более стабильной и высокой соленостью. Рассмотрен комплекс адаптаций эстуарных моллюсков. Библ. 22 назв., ил. 4, табл. 6.

УДК 593.7

Изучение *Obelia longissima* (Pallas, 1766) (Hydrozoa, Tectophora, Campanulariidae) и особенности аутоэкологии этого вида в условиях Белого моря. Летунов В. Н., Степаньянц С. Д. — В кн.: Экологические исследования донных организмов Белого моря. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 17—29.

В статье рассматриваются вопросы, связанные с таксономией и распространением *Obelia longissima*. На материале из Белого моря исследованы особенности морфологии, клеточного состава, питания и размножения этого гидроидного полипа. Показана роль различных типов клеток в осуществлении ряда жизненных функций колоний *O. longissima*. Библ. 19 назв., ил. 7.

УДК 594.124:591.524.12(268.48)

Экология личинок *Mytilus edulis* L. в губе Чупа (Белое море). Максимович Н. В., Ведерников В. М. — В кн.: Экологические исследования донных организмов Белого моря. Л. Зоол. ин-т АН СССР, 1986 с. 30—35.

В течение 2 сезонов размножения мидий изучена динамика численности их личинок в планктоне и спата на искусственных субстратах. Выявлена согласованность этих процессов. Показано, что в изученной акватории личинки мидий относятся к одной генерации; это подтверждает положение об одноразовом размножении *M. edulis* в условиях Белого моря. Библ. 31 назв., ил. 1.

Кальмар-стрелка в Белом море. Несис К. Н. — В кн.: Экологические исследования донных организмов Белого моря. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 36—41.

Кальмар-стрелка *Todarodes sagittatus* (Lamarck) (сем. Ommastrephidae) в годы высокой численности заходит из Атлантики в Норвежское и юго-западную часть Баренцева моря, а при особо интенсивных походах — и в Белое море. В литературе отмечены случаи поимки этого кальмара в Сорокской (1884 г.) и Двинской губах (1980 г.). Вероятно, кальмары заходили в Белое море и в другие годы, но оказывались незамеченными. Дано краткое описание морфологии, распространения и биологии этого мигрирующего нектонного вида. *Библ. 22 назв.*

Онтогенетические изменения адаптивных реакций на соленость среды у беломорских *Asterias rubens* L. Саранчова О. Л. — В кн.: Экологические исследования донных организмов Белого моря. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 42—49.

Исследовалось отношение к солености разных онтогенетических стадий *Asterias rubens*. Показано, что наибольшей устойчивостью к солености обладают сперматозоиды. Самым уязвимым этапом развития звезды оказывается процесс оплодотворения. Выявлено некоторое смещение диапазона переносимых значений солености в сторону ее понижения у личинок *A. rubens*, что, вероятно, можно рассматривать как адаптацию планктонных стадий к существованию в распресненном поверхностном слое вод. *Библ. 13 назв., ил. 7*

Динамика размерной структуры поселений беломорских мидий (*Mytilus edulis* L.) Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. — В кн.: Экологические исследования донных организмов Белого моря. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 50—63.

Размерная структура беломорских поселений *Mytilus edulis* изучалась по данным более 500 проб, полученных из различных районов моря. Выделены 4 типа размерно-частотных распределений моллюсков. На материалах пятилетнего мониторинга 5 поселений в Канадалакшском заливе показана взаимосвязь различных типов размерных структур. Предполагается, что пути развития мидиевых банок и сопряженного изменения возрастного состава определяются главным образом гидродинамическими условиями. *Библ. 11 назв., ил. 11, табл. 1.*

Гидрологическая и биоценотическая характеристика Мезенского залива Белого моря. Наумов А. Д., Бабков А. И., Луканин В. В., Федяков В. В. — В кн.: Экологические исследования донных организмов Белого моря. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 64—90.

Исследования в Мезенском заливе проводились в июле 1984 г. По литературным и собственным данным получено представление о гидрологических условиях этого района Белого моря. Показано, что обедненность видового состава донного населения здесь вызвана не резкими колебаниями условий, как это предполагалось ранее, а чрезвычайно сильными течениями, препятствующими развитию эпифауны на подвижных грунтах. Выделены 5 ассоциаций макробентоса, распределение которых по акватории залива определяется локальными особенностями гидрологических, гидродинамических и эдафических условий. *Библ. 19 назв., ил. 15, табл. 13.*

УДК 551.48:591.524.11

Биоценозы губы Колвица Кандалакшского залива Белого моря. Наумов А. Д., Бабков А. И., Федяков В. В. — В кн.: Экологические исследования донных организмов Белого моря. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 91—122.

Донное население ковшовой губы Колвица изучалось в 1984 и 1985 гг. Установлено, что фауна губы лишена не только многих относительно редких видов, но и целого ряда массовых форм. Выделены 12 биоценозов макробентоса, расположенных на различных глубинах в соответствии с термопатией доминирующих видов. Показано, что в губе, как и в Бассейне моря, существуют две вертикальные зоны, различающиеся по биогеографическому составу макробентоса. Граница между зонами расположена на глубине, равной глубине входного порога, и совпадает с границей различных типов вод. Рассматриваются вопросы, связанные с историей заселения ковшевых губ Белого моря. *Библ. 31, ил. 14, табл. 18.*

УДК 591.524.11:591.5

Количественные характеристики мейобентоса мидиевых банок Кандалакшского залива Белого моря. Шереметевский А. М. — В кн.: Экологические исследования донных организмов Белого моря. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 123—130.

В 1984—1985 гг на Беломорской биологической станции ЗИН АН СССР проводились количественные исследования мейобентоса, обитающего на мидиевых банках Кандалакшского залива, в губах Княжая, Падан и в эстуарии р. Умба. Количественные пробы мейобентоса, собранные автором с использованием водолазных методов гидробиологических исследований, позволили получить количественные характеристики мейобентоса как для отдельных горизонтов мидиевых биоценозов, так и для сообществ в целом. Мейобентос мидиевых банок, превышая по плотности поселений макробентос в 30—40 раз, составляет ничтожную (менее 1 г/м²) часть биомассы бентоса этих биоценозов, превышающую 10 кг/м². Выявлена противоположная направленность в распределении биомасс макро- и эвмейобентоса. Увеличению биомасс макробентоса соответствует уменьшение биомасс эвмейобентоса. Антагонизм в распределении макро- и эвмейобентоса подтверждается увеличением биомасс эвмейобентоса в соседних с мидиевым биоценозах, где биомасса макробентоса менее 1 кг/м². *Библ. 11 назв., ил. 3.*

УДК 591.524.11:594.124

Некоторые особенности распределения видов, сопутствующих *Mytilus edulis* L. в биоценозе обрастания искусственных субстратов марикультуры мидии. Халаман В. В. — В кн.: Экологические исследования донных организмов Белого моря. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 131—136.

Работа выполнена на материалах исследования распределения обрастателей субстратов двухлетней экспозиции в условиях мидиевого опытно-промышленного хозяйства на Белом море. Выяснено, что в марикультуре мидий наиболее часто встречаются 8 видов животных. С помощью компонентного анализа показано, что эти массовые формы разделяются на 2 группы, соотношение биомасс которых меняется в разных участках плантации. Предполагается, что виды, относимые к той или иной группе, различаются по своим требованиям к интенсивности гидродинамических процессов. *Библ. 4, ил. 4, табл. 1.*

СОДЕРЖАНИЕ

Скарлато О. А., Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. История изучения бентоса Белого моря в Зоологическом институте АН СССР (вместо предисловия)	3
Бергер В. Я. Особенности экологии <i>Littorina saxatilis</i> (Olivi) из эстуариев Белого моря	5
Летунов В. Н., Степаньянц С. Д. Изучение <i>Obelia longissima</i> (Pallas, 1766) (Hydrozoa, Thesaurhoa, Campanulariidae) и особенности аутоэкологии этого вида в условиях Белого моря	17
Максимович Н. В., Ведерников В. М. Экология личинок <i>Mytilus edulis</i> L. в губе Чупа (Белое море)	30
Несис К. Н. Кальмар-стрелка в Белом море	36
Саранчова О. Л. Онтогенетические изменения адаптивных реакций на соленость среды у беломорских <i>Asterias rubens</i> L.	42
Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. Динамика размерной структуры поселений беломорских мидий (<i>Mytilus edulis</i> L.)	50
Наумов А. Д., Бабков А. И., Луканин В. В., Федяков В. В. Гидрологическая и биоценотическая характеристика Мезенского залива Белого моря	64
Наумов А. Д., Бабков А. И., Федяков В. В. Биоценозы губы Колвица Канда-лакшского залива Белого моря	91
Шереметевский А. М. Количественная характеристика мейобентоса мидиевых банок Кандалакшского залива Белого моря	123
Халаман В. В. Некоторые особенности распределения видов, сопутствующих <i>Mytilus edulis</i> в биоценозе обрастания искусственных субстратов марикультуры мидии	131
Рефераты	137

ИЛЛЮСТРАЦИИ

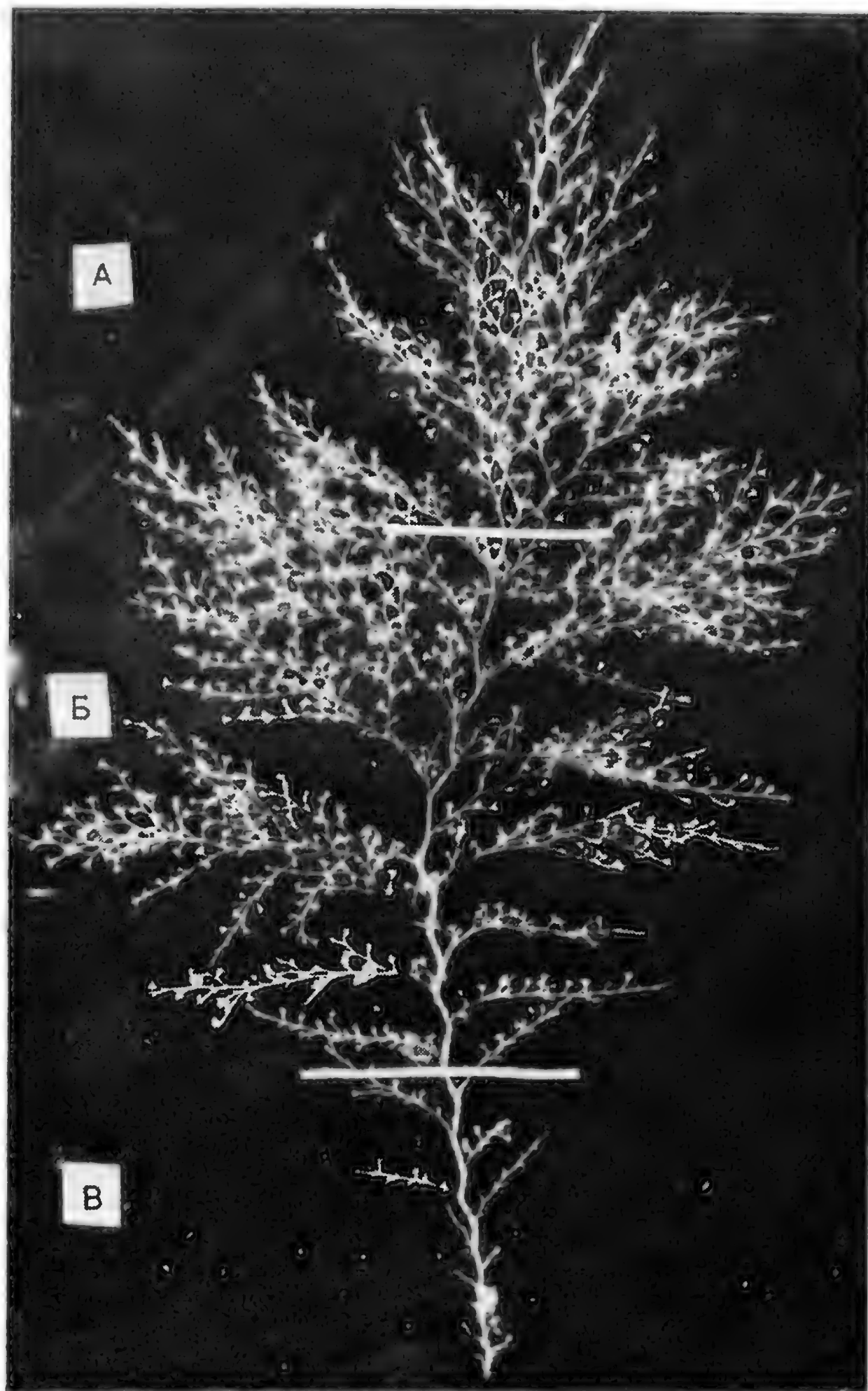


Рис. 2. Отдельный побег колонии *Obelia longissima*.
А — проксимальный, Б — основной, В — дистальный участки.

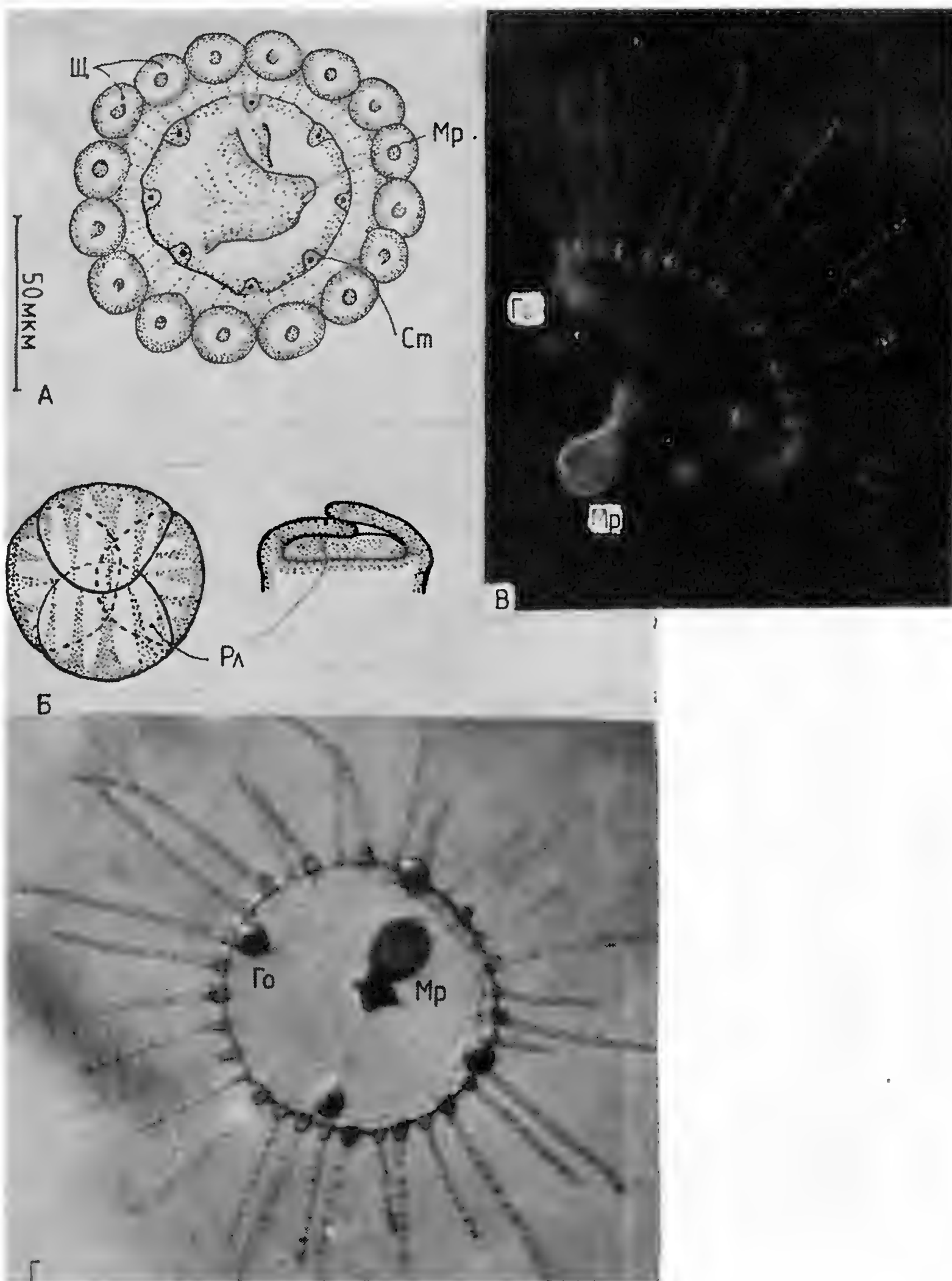


Рис. 4. Строение медуз *O. longissima* на разных стадиях развития.

А — не отделившаяся от бластостилия медуза, Б — ротовые лопасти (вид сверху и сбоку), В — трехдневная медуза с вывернутым зонтиком, Г — десятидневная медуза, Щ — щупальца, Мр — манубриум, Ст — статоцисты, Рл — ротовые лопасти, Го — гонады.

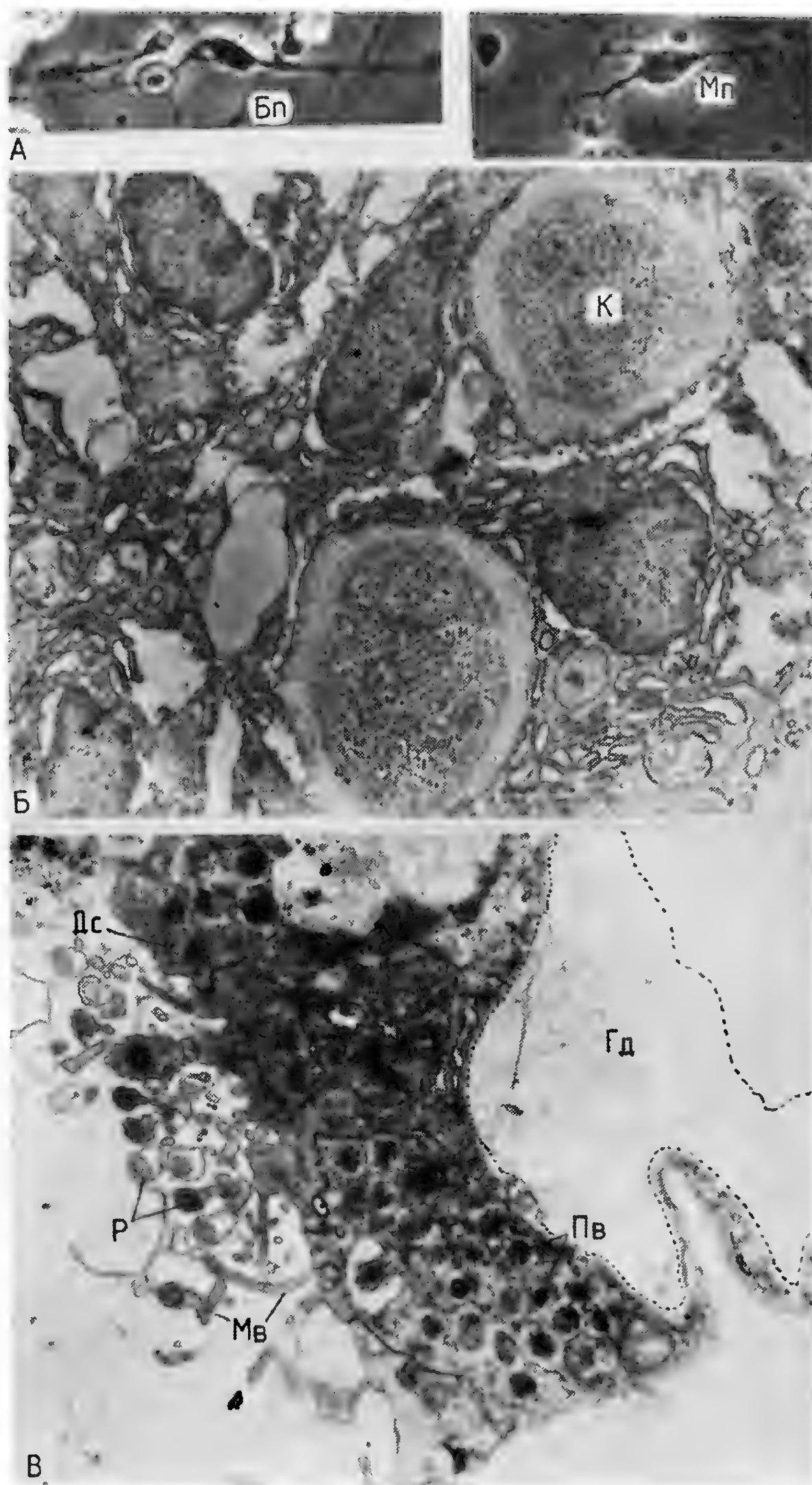


Рис. 6. Клеточный состав колоний *Obelia longissima*.

А — нервные клетки (Бп — биполярные, Мп — мультиполярные нейроны), $\times 320$;
 Б — дифференцирующиеся нематоциты (К — капсула, Я — ядро), $\times 25\ 000$; В — пищева-
 рительные (всасывающие) клетки (Гц — гастрोцель, Мв — микроворсинки, Р —
 реснички, Пв — пищеварительные вакуоли, Дс — дискоидальные структуры, Гд —
 несохранившаяся гастродерма), $\times 7000$

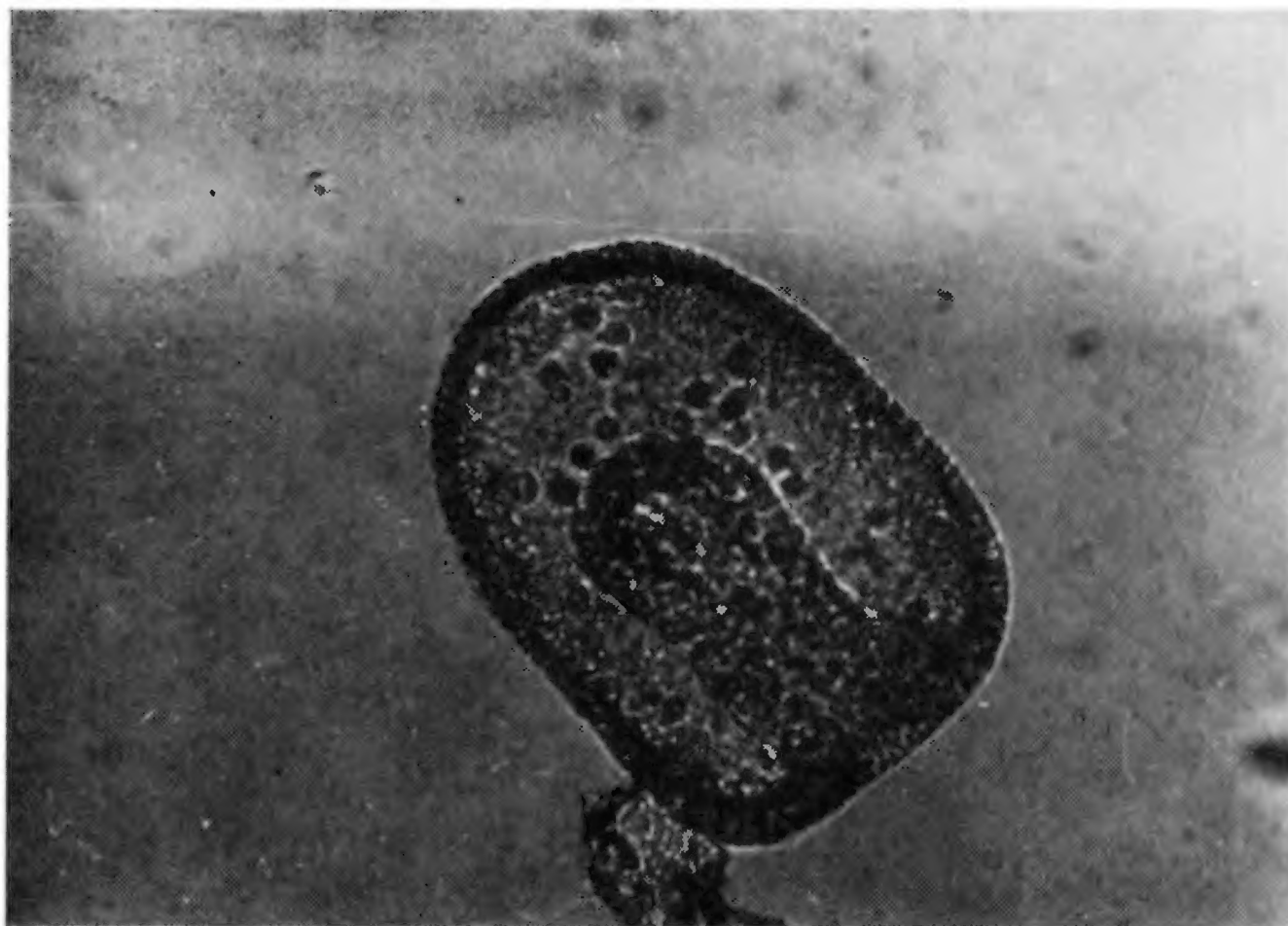


Рис. 4. Личинки в возрасте 2—3 суток (общий вид).

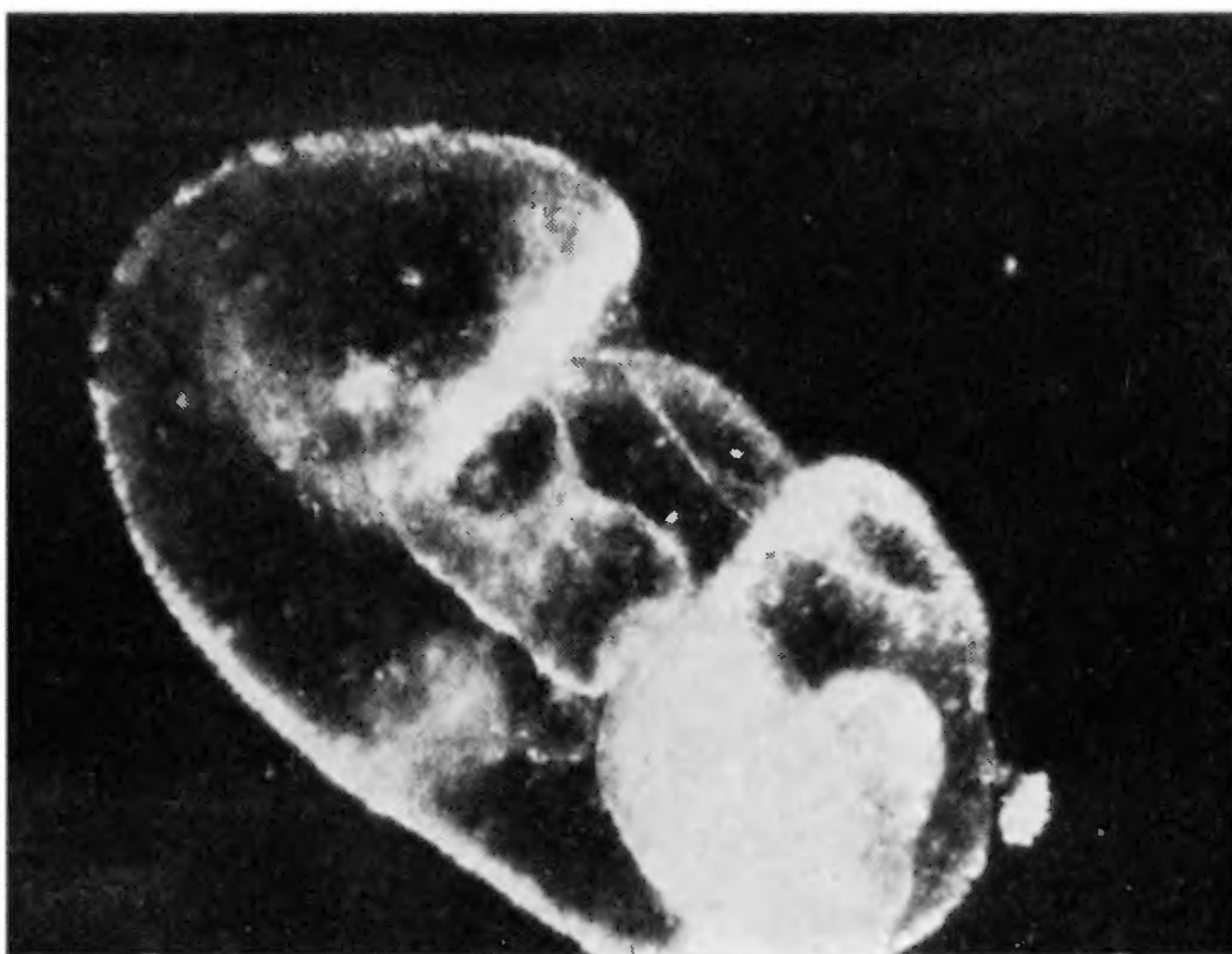


Рис. 6. Бипиннарии в возрасте 10 суток (общий вид).

*К СТАТЬЕ А. Д. НАУМОВА, А. И. БАБКОВА,
В. В. ЛУКАНИНА, В. В. ФЕДЯКОВА, С. 64—90*

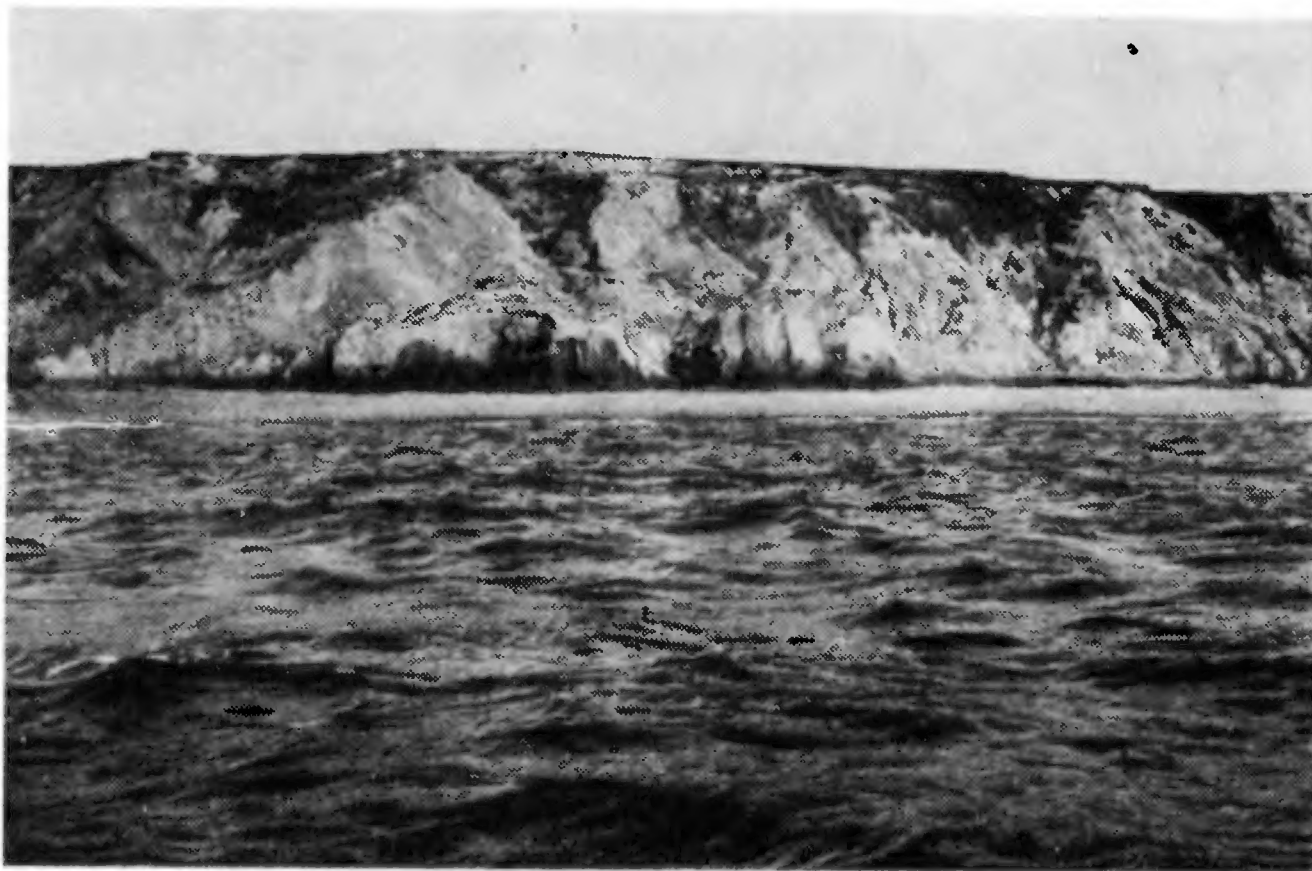


Рис. 2. Конушинский берег Мезенского залива.



Рис. 8. Типичный вид галечно-каменистой литорали Мезенского залива.

*К СТАТЬЕ А. Д. НАУМОВА, А. И. БАБКОВА,
В. В. ФЕДЯКОВА, С. 91—122*



Рис. 8. Литораль северного берега губы Колвица.



Рис. 9. Литораль южного берега губы Колвица.

Зоологический институт АН СССР выпустил следующие монографии и сборники научных статей.

Гидробиокомплексы Белого моря (А. И. Бабков, А. Н. Голиков), 1984
цена 1 руб.

Исследования мидии Белого моря, 1985 г., цена 1 р. 50 к.

Экология обрастания в Белом море, 1985 г., цена 1 р. 50 к.

Экологические исследования перспективных объектов марикультуры в Белом море. 1985 г., цена 1 р. 70 к.

Исследования популяционной биологии и экологии лососевых рыб водоемов Севера, 1985 г. цена 1 р. 50 к.

В 1987 г. выйдут в свет следующие издания:

Закономерности распределения моллюсков в Белом море (В. В. Федяков),
цена 1 р. 50 к.

Гидробиологические и ихтиологические исследования на Белом море, цена 1 р. 50 к.

Все эти книги можно заказать наложенным платежом по адресу:

Ленинград, 199034

Университетская наб., 1

Зоологический институт АН СССР

Беломорская биостанция

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ДОННЫХ ОРГАНИЗМОВ БЕЛОГО МОРЯ

Сборник научных трудов

Утверждено к печати
редакционно-издательским советом
Зоологического института АН СССР

План 1986 г.

Редактор *Т. А. Асанович*
Художник *С. Е. Станкевич*

Подписано к печати 3.10.86. М-18889. Формат бумаги 60×90¹/₁₆. Бумага тип. Гарнитура литер. Печать офсетная. Объем 8,60 усл.-печ. л., 9 печ. л., 10 уч.-изд. л. Тираж 600 экз. Заказ № 2176. Цена 1 р. 60 к.

Зоологический институт АН СССР, 199034, Ленинград, Университетская наб., 1
Типография № 2 Ленуприздата, 191104, Ленинград, Литейный пр., 55.